



Modélisation des processus biogéochimiques à petite et moyenne échelle en Atlantique Nord Est.

Sonia Roudesli

► To cite this version:

Sonia Roudesli. Modélisation des processus biogéochimiques à petite et moyenne échelle en Atlantique Nord Est.. Océan, Atmosphère. Université Pierre et Marie Curie - Paris VI, 2006. Français. NNT : . tel-00457103

HAL Id: tel-00457103

<https://theses.hal.science/tel-00457103>

Submitted on 16 Feb 2010

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THESE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITE PARIS 6

Spécialité : **Océanographie**

Présentée par : **Sonia Roudesli**

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR de l'UNIVERSITE PARIS 6

Sujet de la thèse :

***Modélisation des processus biogéochimiques
à petite et moyenne échelles en Atlantique Nord Est***

Soutenue le 18 Septembre 2006

devant le jury composé de :

Mme	Estournel	Claude	Rapporteur
M	Zakardjian	Bruno	Rapporteur
M	Claustre	Hervé	Examineur
M	Prieur	Louis	Examineur
M	Reverdin	Gilles	Examineur
M	Saliot	Alain	Examineur
M	Mémery	Laurent	Directeur de thèse

aux miens
(qui savent toute l'affection que je mets dans ce possessif)

Table des matières

Introduction générale	9
Première partie : Variabilité saisonnière du fonctionnement de l'écosystème planctonique au sein du domaine POMME	19
1 Introduction	19
2 Evolution saisonnière des cycles biogéochimiques	25
2.1 Modèle biogéochimique	25
2.2 Modèle physique	28
2.3 Cycle annuel du fonctionnement de l'écosystème planctonique au sein du domaine POMME	30
2.4 Conclusion	101
Deuxième partie : Influence de la dynamique à différentes échelles spatio-temporelles sur le fonctionnement de l'écosystème pélagique : conséquences en terme de production primaire	107
1 Introduction	107
2 Dynamique de la zone d'étude	113
2.1 Modèle physique	113
2.1.1 Généralités	113
2.1.2 Equations primitives et approximations	113
2.1.3 Grille du modèle	114
2.1.4 Configuration aux frontières ouvertes	114
2.1.5 Initialisation	116
2.1.6 Forcages externes	116
2.2 Dynamique au sein du domaine POMME et transport de traceurs passifs . .	117
2.2.1 Situation dynamique décrite par le modèle	118
2.2.1.1 Hauteur dynamique	118
2.2.1.2 Température de surface et courants horizontaux	118
2.2.1.3 Vitesses verticales	122
2.2.1.4 Profondeur de couche de mélange	123

2.2.2	Transport de traceurs conservatifs	128
2.2.2.1	Histoire et évolution des tourbillons : Expérience 1	128
2.2.2.2	Echanges verticaux : Expérience 2	132
2.2.3	Synthèse	134
3	Variabilité simulée de l'écosystème planctonique dans la zone POMME	139
3.1	Distribution des traceurs et flux biogéochimiques	141
3.1.1	Evolution temporelle globale	141
3.1.1.1	Evolution moyenne	141
3.1.1.2	Répartition sur la verticale	148
3.1.2	Evolution temporelle régionale	154
3.1.3	Variabilité à petite et moyenne échelles	160
3.1.3.1	POMME 1 Leg 2	160
3.1.3.2	POMME 2 Leg 1	163
3.1.3.3	Régime oligotrophe	168
3.1.4	Evolution des caractéristiques biogéochimiques au sein des tourbillons	173
3.1.5	Fonctionnement de l'écosystème aux sites des legs 2	180
3.1.6	Synthèse	185
3.2	Rôle de la dynamique dans le fonctionnement et la structuration de l'écosystème	186
3.2.1	Analyse spectrale	186
3.2.2	Facteurs limitants de la production primaire, échelles de variabilité et processus physiques associés	189
3.2.2.1	Rôle de la dynamique sur la limitation par la lumière : distribution de la MLD	189
3.2.2.2	Rôle de la dynamique dans la distribution des nutriments	190
3.2.3	Rôle de l'advection et de la stratification dans la distribution de la production primaire	195
3.2.3.1	Simulation sans advection des traceurs biogéochimiques	195
3.2.3.2	Simulation sans advection dynamique : influence de l'advection sur la MLD et la dynamique associée	202
3.2.4	Synthèse	208
3.3	Conclusions	210
	Conclusion générale	215
	Références bibliographiques	221

Introduction générale

Contexte général : Stockage du carbone dans l’océan

L’augmentation de la concentration en dioxyde de carbone (CO_2) atmosphérique, principal gaz à effet de serre, depuis le début de l’ère industrielle a rendu cruciale la compréhension des mécanismes de contrôle de la teneur en CO_2 atmosphérique.

Au sein du cycle global du carbone, plusieurs compartiments interagissent continuellement : l’atmosphère, la biosphère, la lithosphère et l’océan. Aux échelles de temps liées aux changements climatiques, la quantité de carbone atmosphérique est fortement contrôlée par l’océan (Houghton *et al.*, 1990 ; Siegenthaler et Sarmiento, 1993). Des études ont montré que l’océan absorbait actuellement une part importante du surplus de carbone atmosphérique (C_{atm}) généré par les actions humaines (de l’ordre de 2Gt/an pour 7,1Gt/an produites, rapport IPCC -Intergovernmental Panel on Climate Change-, 2001). Sa capacité de piégeage du carbone serait deux fois supérieure à celle de la biosphère terrestre (Sabine *et al.*, 2004)

Le cycle océanique du carbone est complexe car il résulte de l’interaction de processus physiques, chimiques et biologiques. On distingue en particulier deux processus principaux appelés respectivement pompe biologique et pompe physique de carbone. La combinaison des phénomènes physiques et chimiques impliqués dans les échanges de carbone, à la surface et entre les eaux de surface et les eaux profondes, représentent la pompe physique (ou pompe de solubilité) du carbone (Fig 1).

La pompe biologique est l’ensemble des processus biogéochimiques qui participent à la fixation du carbone et à son export vers les couches profondes (Longhurst et Harrison, 1989). Dans les couches superficielles de l’océan, le phytoplancton, à travers la réaction de photosynthèse, transforme le dioxyde de carbone en matière organique. Ce processus est défini comme la “production primaire”.

La matière organique ainsi produite est soumise dans le réseau trophique pélagique à un ensemble de processus (broutage, agrégation, mortalité ...) qui la conduisent à être, pour partie, exportée hors des couches de surface de l’océan sous forme de matière organique dissoute ou particulaire (Martin *et al.*, 1987 ; Fig 1).

L’export de carbone, sous la thermocline permanente, par l’action de ces deux pompes

représente un intérêt particulier car le carbone ne peut plus faire l'objet d'échanges avec l'atmosphère. Il est séquestré dans l'océan profond pendant quelques centaines à quelques milliers d'années, selon le trajet des masses d'eau.

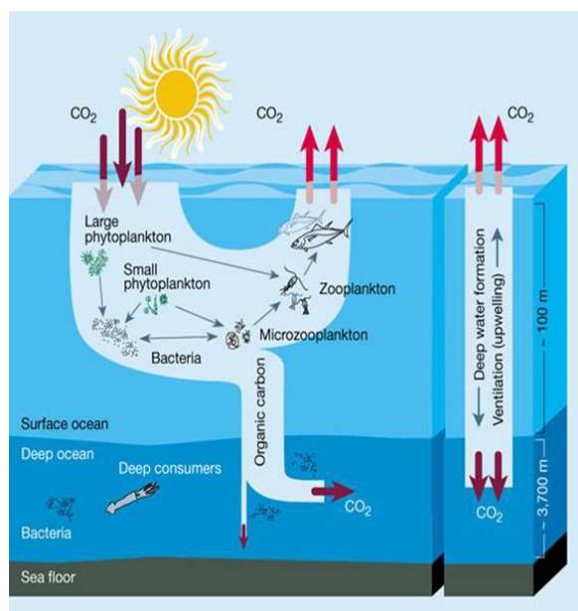


FIG. 1 – Schéma du fonctionnement de la pompe biologique et de la pompe physique (d'après Chisholm, 2000)

Ces deux processus sont généralement présentés comme deux phénomènes indépendants (Fig 1). Néanmoins, il existe des interactions entre ces deux pompes. Ces connections sont dues à l'action des processus dynamiques sur le piégeage du carbone organique ainsi qu'à l'action de la pompe biologique sur pression partielle de CO_2 . L'étude de ces connections fait donc partie intégrante de la démarche qui vise à la compréhension du cycle global du carbone.

L'un des processus physique qui joue le rôle de connection entre ces deux pompes est le processus de subduction qui, en isolant des masses d'eau de la surface de l'océan, entraîne également le carbone organique qu'elles contiennent. C'est ce phénomène qu'étudie le programme POMME.

L'Atlantique Nord est un cadre séduisant pour réaliser une telle étude car cette région à forte production primaire (Esaias *et al.*, 1986) est vue comme un puits important de carbone atmosphérique (Rios *et al.*, 1995, Takahashi *et al.*, 1995). Cependant, il existe encore des

incertitudes sur la répartition spatiale des puits et sources en Atlantique Nord (McDonald *et al.*, 2003).

Cadre de l' étude : le programme POMME

L'objectif général du programme POMME (Programme Océanique Multidisciplinaire Mésoséchelle) est de “comprendre le rôle de la méso-échelle sur la subduction des eaux modales et la floraison printanière ainsi que de déterminer les processus régulant les caractéristiques biogéochimiques des eaux modales et le devenir de la matière biogène subductée et exportée à l'échelle annuelle” (www.univ-brest.fr/IUEM/UMR6539/progscientif/POMME/pomme.htm).

Dans ce but, la zone d'étude est localisée en Atlantique Nord-Est (15-21°W, 38-45°N, Fig 2), entre les gyres subpolaire et subtropical, au niveau de la discontinuité de profondeur de couche de mélange hivernale, qui sépare une zone où la profondeur de couche de mélange (MLD) est importante (au Nord) d'une zone où elle est beaucoup plus faible (au Sud). C'est au niveau de cette discontinuité que se produit la subduction des eaux modales, à la fin de l'hiver, au moment du retrait de la couche de mélange hivernale (Paillet et Mercier, 1997). Ces eaux modales se déplacent vers le Sud où la MLD hivernale est plus faible. Au cours de l'hiver suivant elles ne sont donc pas reprises par la couche de mélange (Paillet et Mercier, 1997). Ces masses d'eaux se trouvent ainsi isolées de la surface de l'océan pour une longue période de temps (Jenkins, 1998). Lors de leur formation, les eaux modales entraînent avec elles les éléments qu'elles contiennent c'est à dire les gaz dissous ainsi que la matière organique (dissoute et particulaire) et inorganique. La formation des eaux modales participe donc au piégeage du carbone dans l'océan ; c'est un exemple d'interaction entre la pompe physique et la pompe biologique du CO₂ (Fig 1).

La profondeur de couche de mélange montre également une évolution saisonnière qui conditionne celle des apports de nutriments et de l'éclairement dans la couche de mélange (Karrasch *et al.*, 1996) et donc la production primaire.

La floraison planctonique dans cette zone apparaît intense au regard d'images satellitaires (Esaias *et al.*, 1986). Des études effectuées à 47°N, 20°W pendant plusieurs années

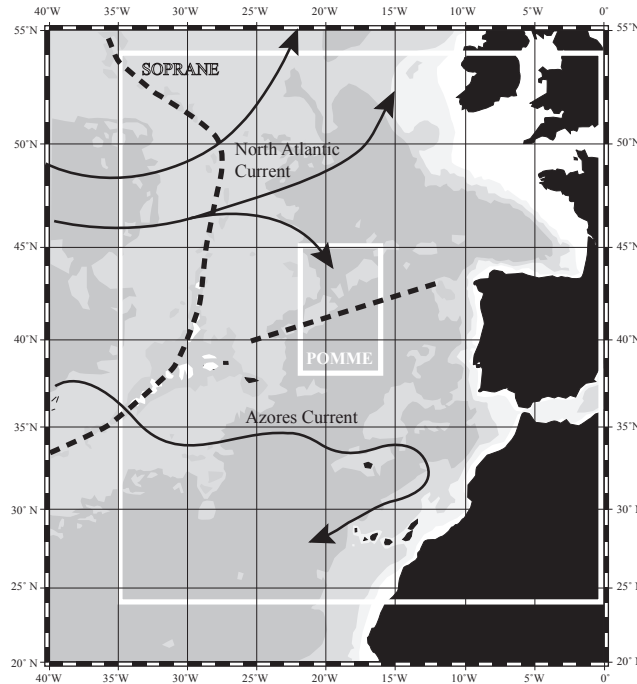


FIG. 2 – La zone d’étude POMME, contours blancs= délimitation de la zone d’étude POMME et de la région simulée par le modèle SOPRANE, trait pointillé=discontinuité de couche de mélange hivernale

(programme NABE) ont montré l’existence de fortes variabilités interannuelles en terme d’intensité de floraison, de succession planctonique et d’export (Lochte *et al.*, 1993 ; Boyd et Newton, 1995 ; Koeve *et al.*, 2002). Ces variabilités sont fortement conditionnées par les processus dynamiques, en particulier le mélange turbulent (Waniek, 2003).

En plus d’une variabilité de la MLD hivernale, le domaine d’étude présente une variabilité à mésoéchelle représentée par l’existence de tourbillons cycloniques et anticycloniques, dont la durée de vie peut atteindre plusieurs mois. Ils sont générés au niveau du Gulf Stream et du front subpolaire ainsi que dans le Golfe de Gascogne et au niveau du talus continental ibérique (Dossier scientifique POMME, www.lodyc.jussieu.fr/POMME). Ces structures montrent des interactions physique-biologie dues à l’advection horizontale, au mélange latéral et aux transferts verticaux liés aux instabilités des fronts (Garçon *et al.*, 2001 et références internes). L’influence de l’activité méso et sub-méso échelle sur l’intensité de la production primaire annuelle dans le gyre subtropical fait encore aujourd’hui l’objet de débats importants. Il s’agit de déterminer si, et par quels mécanismes, l’activité tourbillonnaire et

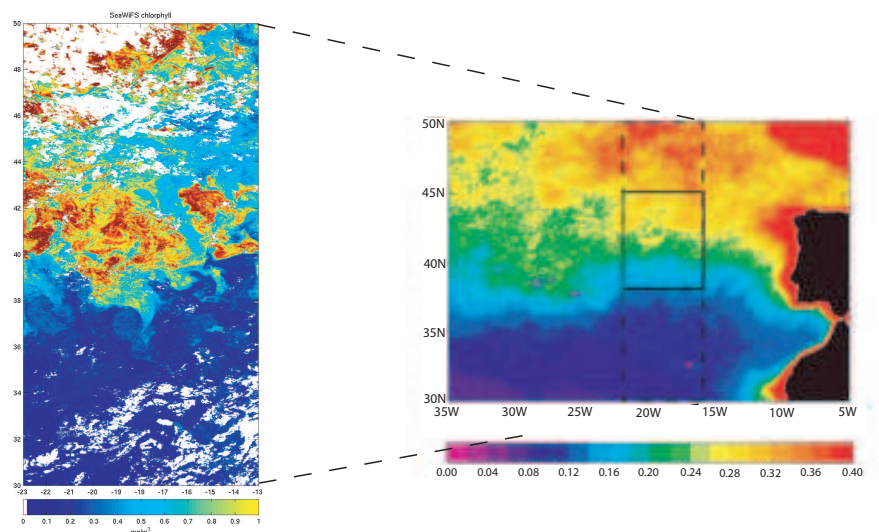


FIG. 3 – Répartition spatiale de la concentration en chlorophylle en Atlantique Nord-Est. Images réalisées à partir des données SeaWiFS acquises entre septembre 1997 et août 2000 (Lévy *et al.* 2005a) et des données SeaWiFS acquises en Avril 2001 (Y. Lehahn, communication personnelle).

filamentaire serait à même d'accroître la PP.

Dans ce contexte, le programme POMME vise à répondre aux questions suivantes :

- comprendre les mécanismes de subduction des eaux modales.
- décrire les interactions physiques et biologiques déterminant les caractéristiques biogéochimiques des masses d'eau avant et après leur subduction.

Pour répondre à ces questions, le domaine d'étude choisi a été échantillonné au cours

TAB. 1 – Calendrier des campagnes d'échantillonnage du programme POMME

Leg	Date de début	Date de fin
P0	17 septembre 2000	14 octobre 2000
P1L1	3 février 2001	23 février 2001
P1L2	28 février 2001	19 mars 2001
P2L1	24 mars 2001	12 avril 2001
P2L2	17 avril 2001	3 mai 2001
P3L1	23 août 2001	14 septembre 2001
P3L2	17 septembre 2001	11 octobre 2001

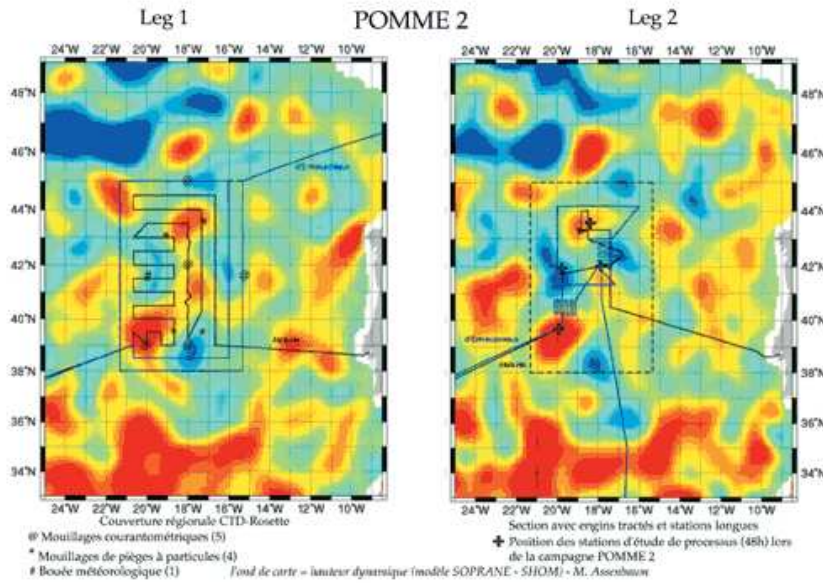


FIG. 4 – Couverture type d’une campagne POMME (ici POMME 2). a) leg 1. Couverture de stations hydrologiques espacées de 50 km environ. Le trajet de l’Atalante (Ifremer) est indiqué en noir (trajet Vigo - Ponta Delgada), celui du d’Entrecasteaux (SHOM) en bleu (trajet Brest - Ponta Delgada). b) leg 2. 4 stations fixes de 2 jours chacune.

de quatre campagnes réparties sur une durée d’une année (Tableau 1). Elles ont pour but de décrire les conditions environnementales hivernales (POMME1), printanières (POMME2) et automnales (POMME0 et POMME3). Ces campagnes ont chacune été divisées en 2 legs adaptés aux questions posées :

- le leg 1 a constitué en un échantillonnage “synoptique” de grande ampleur sur l’ensemble du domaine avec des stations distantes d’environ 50km.
- le leg 2 a permis d’effectuer des études de processus à travers 4 stations "quasi-lagrangiennes" de 2 jours chacune situées en des points particuliers du domaine (Fig 4).

Les données récoltées au cours de ces campagnes couvrent de manière détaillée les champs de l’océanographie physique, chimique et biologique, compte tenu des objectifs du programme.

Dans ce cadre multidisciplinaire, la modélisation s’impose comme un outil indispensable pour faire le lien entre les différents champs d’étude. Le couplage de modèles biogéochimiques et physiques permet de compléter l’étude expérimentale en intégrant l’ensemble des données

biogéochimiques récoltées dans un contexte spatial et temporel (à quatre dimensions). En effet, les données récoltées au cours des campagnes d'échantillonnage ne sont pas synoptiques.

Par ailleurs, l'utilisation de modèles physiques à haute résolution permet une représentation relativement réaliste de toutes les échelles de variabilité existant au sein du domaine (Giordani *et al.*, 2005 ; Lévy *et al.*, 2005b ; Paci *et al.*, 2005) .

Cela fait de la modélisation numérique un outil d'analyse prépondérant. Elle permet de déterminer et de quantifier les rapports entre processus physiques et biologiques. C'est par cette voie que cette thèse est abordée.

Objectifs de cette étude

Inscrite dans la problématique du programme POMME, cette thèse vise à comprendre les interactions entre les processus dynamiques et biogéochimiques, aux échelles spatio-temporelles allant de la centaine de kilomètres au kilomètre, par le biais de la modélisation numérique.

La première partie de ce travail étudie la variabilité saisonnière du fonctionnement de l'écosystème planctonique. En plus des flux de production et d'export, il s'agit ici de décrire les successions phytoplanctoniques et les transferts de matière au sein du système. Dans ce but, et afin de déterminer le devenir de la matière organique en réponse à la structuration de l'écosystème planctonique, un nouveau modèle biogéochimique complexe a été développé sur la base de précédents travaux (Olivier, 2001). Il reproduit l'existence de plusieurs groupes phyto et zooplanctoniques ainsi que la séparation des compartiments participant à l'export selon des critères de taille et de labilité. L'objectif de cette étude étant, avant tout, la compréhension des processus biogéochimiques, elle a été réalisée sur une dimension, la dimension verticale. Cette étude a nécessité d'être reproduite en différents endroits du domaine compte tenu de la grande variabilité du domaine étudié.

La deuxième étape de ce travail s'attache à décrire la variabilité du fonctionnement de

l'écosystème à plusieurs échelles spatio-temporelles. Elle se base sur la réalisation d'une simulation 3D couplée dynamique-biologie. Le modèle dynamique utilisé a été adapté à la région d'étude POMME et sa résolution permet de représenter les processus méso et sub-méso échelles. Il est couplé au modèle biogéochimique développé dans la première partie de ce travail. L'objectif est ici de déterminer l'influence des différentes échelles spatiales sur l'écosystème et de savoir quels sont les processus dynamiques mis en jeu.

Première partie

Variabilité saisonnière du fonctionnement de l'écosystème planctonique au sein du domaine POMME

Chapitre 1

Introduction

L'activité de l'écosystème planctonique joue un rôle important dans le cycle océanique du carbone. Cette activité comprend plusieurs processus fondamentaux dont les conséquences sur les stocks de carbone divergent. La photosynthèse conduit à la production de matière organique à partir d'éléments inorganiques. La régénération est la transformation de matière organique en matière inorganique. La sédimentation entraîne un export de matière vers l'océan profond. L'intensité de ces processus varie dans l'espace et dans le temps. Le rapport entre ces différents processus conditionne le devenir de la matière dans et sous la couche de surface. Il caractérise ce que l'on appelle le régime de production. Dans la plupart des régions de l'océan, l'évolution de l'activité biologique est fortement conditionnée par l'entrée de matière organique dans le système : la photosynthèse. L'intensité de la photosynthèse dépend de plusieurs paramètres, en particulier la disponibilité en nutriments et la disponibilité en lumière.

Ces deux facteurs limitants de la photosynthèse que sont les disponibilités en nutriments et en lumière se manifestent de manière séparée au cours de l'année et conditionnent l'existence d'un cycle saisonnier. Ces disponibilités sont fortement contraintes par l'évolution temporelle de la profondeur de couche de mélange.

Dans le cas de la limitation de la photosynthèse par la disponibilité en lumière, on distingue deux cas de figures principaux :

- Quand la couche de mélange est plus épaisse que la couche euphotique, le mélange vertical entraîne les cellules phytoplanctoniques hors de la couche euphotique (Sverdrup,

1953). Dans ce cas, la production primaire (PP) est inhibée car le temps passé par les cellules hors de la couche euphotique limite la quantité de lumière qu'elles reçoivent (André, 1990).

- Quand la couche de mélange est moins épaisse que la couche euphotique, les cellules sont constamment éclairées.

La profondeur de la couche de mélange influence également la disponibilité en nutriments. Un fort mélange conduit à un entrainement des nutriments depuis les couches plus profondes et ainsi à une augmentation de la disponibilité en nutriments.

Ce fort mélange a généralement lieu en hiver pour les latitudes tempérées. A cette période, la productivité est donc réduite malgré la disponibilité en nutriments.

Cette période de fort mélange est suivie d'une stratification de la colonne d'eau. Cette phase de stratification réduit la limitation de la production primaire par la lumière alors que les eaux de surface sont toujours riches en nutriments. Ces conditions permettent l'apparition d'une forte production primaire. Il s'agit du bloom printanier. L'utilisation des nutriments au cours de ce bloom, si elle ne s'accompagne pas de nouveaux apports, conduit à un appauvrissement des couches de surface en nutriments. La photosynthèse est alors de nouveau limitée. La déstratification automnale peut entraîner une augmentation des concentrations en nutriments qui permet un second bloom ou bloom d'entraînement.

Cette saisonnalité est fortement contrainte par la répartition verticale des éléments limitant la production primaire. Répartition elle-même déterminée par l'activité des organismes planctoniques.

Par ailleurs, les flux principaux que sont la production, la régénération et la sédimentation ne sont que la conséquence de nombreux flux internes à l'écosystème. La bonne estimation de ces flux nécessite la prise en compte d'une diversité adaptée à chaque niveau du réseau trophique.

La structure de taille de la communauté planctonique est un facteur biologique majeur dans le fonctionnement du réseau trophique pélagique. Elle détermine, en fonction du temps, le chemin suivi par la matière organique au sein de l'écosystème pélagique (Legendre and

Lefèvre, 1995; Maranon *et al.*, 2001). En effet, la matière organique produite par les organismes de petite taille est recyclée rapidement du fait du taux de croissance important de ces organismes qui sont soumis à une forte pression de broutage par des prédateurs également de petite taille. Au contraire, la matière organique produite par les organismes de grande taille est principalement exportée.

De précédentes études réalisées en Atlantique Nord-Est, au cours des programmes NABE (North Atlantic Bloom Experiment) et PRIME (Plankton Reactivity In the Marine Environment), ont montré l'existence d'un cycle saisonnier marqué décrivant la succession de plusieurs régimes de production en fonction de la disponibilité en nutriments et en lumière (Joint *et al.*, 1993; Lochte *et al.*, 1993; Weeks *et al.*, 1993). Cette évolution se caractérise en particulier par une succession de différents groupes phytoplanctoniques.

Pendant le programme POMME, l'ensemble des données récoltées au cours des campagnes d'échantillonnage ont montré un signal saisonnier marqué. La distribution des nutriments suggère une assimilation phytoplanctonique de ces nutriments sur une longue période allant de l'hiver à la fin du printemps après quoi leur épuisement entraîne une période oligotrophe (Fernandez *et al.*, 2005). En terme de production primaire, une augmentation est observée entre les campagnes POMME 1 (P1, Février-Mars 2001) et POMME 2 (P2, Mars-Mai 2001) en lien avec la stratification de la colonne d'eau. Au cours de la campagne POMME 3 (P3, Août-Octobre 2001) l'intensité de la PP est beaucoup plus faible. Ce signal traduit la succession de plusieurs régimes de production. Par ailleurs, une étude "satellitaire" a montré qu'il existait, entre 30 et 50°N, trois régions possédant des régimes de production distincts (Lévy *et al.*, 2005a).

- Un régime subpolaire montrant 2 blooms distincts au cours de l'année, blooms respectivement d'entraînement et de déentraînement, de forte intensité. Ce régime est le résultat d'une faible limitation par les nutriments alors que, en hiver, la disponibilité en lumière limite la production primaire.
- Un régime subtropical dont la production est maximale lors de la déstratification de la colonne d'eau.

-
- Ces deux zones encadrent une troisième zone dont le régime de production est dit intermédiaire (ou des latitudes moyennes), il se traduit par un unique bloom d’amplitude moyenne qui débute en automne et se termine au printemps. La limitation en lumière n’y est pas assez forte pour stopper la floraison phytoplanctonique en hiver et la disponibilité en nutriments y est plus forte que dans le régime sub-tropical ce qui permet un bloom plus long et plus intense.

Les données montrent un bloom printanier suivi par une période oligotrophe en été et automne. Au début de l’hiver, la production primaire augmente (Fernandez *et al.*, 2005). Notre zone d’étude présente la particularité de montrer une forte régénération tout au long de l’année et une production primaire non négligeable en hiver.

Ce cycle saisonnier est également observable à travers la succession d’espèces phytoplanctoniques. Pendant l’hiver et le printemps, la PP dans la zone POMME est majoritairement due au nanophytoplancton (phytoplancton dont la taille est comprise entre 2 et 10 microns). La population est ensuite dominée par le picoplancton (phytoplancton dont la taille est inférieure à 2 microns) pendant la période oligotrophe (Claustre *et al.*, 2005). La contribution des diatomées à la production primaire varie au cours du cycle saisonnier et est maximale au printemps (Leblanc *et al.*, 2005). Le zooplancton montre également une variation saisonnière importante en terme de dominance d’espèce et d’activité. L’ensemble du zooplancton (macro, méso, micro et nano zooplancton) présente un maximum de biomasse au printemps (Andersen *et al.*, soumis ; Karayanni, 2004)). A cette période les espèces omnivores dominent alors que la part des carnivores est maximale à l’automne (pendant P3). La biomasse et la production bactérienne évoluent également en fonction du temps.

Cette variation temporelle de l’activité des organismes se retrouve dans l’export sédimentaire qui montre un maximum pendant les mois de mars-avril (Guieu *et al.*, 2005).

Afin de comprendre le fonctionnement du système et de mettre en relation cette succession phytoplanctonique avec la variabilité temporelle de la production primaire et du réseau trophique, nous avons développé un modèle d’écosystème planctonique incluant une différenciation de plusieurs groupes pour les deux niveaux trophiques (phytoplancton et

zooplancton) représentés.

Une première étape de notre travail a donc consisté à réaliser une étude unidimensionnelle afin d'étudier le contrôle exercé par le mélange vertical sur le fonctionnement de l'écosystème planctonique dans la région POMME. Pour cela, nous utilisons un modèle physique de couche de mélange couplé au modèle biogéochimique que nous avons développé.

La validation de ce modèle a été réalisée à partir de l'ensemble des données biogéochimiques récoltées au cours des campagnes d'échantillonnage.

Chapitre 2

Evolution saisonnière des cycles biogéochimiques

2.1 Modèle biogéochimique

Le nouveau modèle biogéochimique développé au cours de ce travail présente une structure relativement complexe en accord avec celle du réseau trophique observé au cours des campagnes d'échantillonnage.

Il s'agit d'un modèle basé sur le cycle de l'azote et dont les rapports entre les différents éléments (C, N, Si) suivent les rapports de Redfield (Redfield *et al.*, 1963).

Afin de représenter explicitement les cycles de production nouvelle et régénérée (Dugdale et Goering, 1967), les nutriments azotés sont représentés par deux compartiments : les nitrates et l'ammonium. De plus, un compartiment représentant les silicates est pris en compte car un groupe phytoplanctonique est associé aux diatomées.

Le nouveau modèle biogéochimique comprend trois groupes de phytoplancton séparés selon un critère de taille. Il s'agit du picophytoplancton, nanophytoplancton (associé aux flagellés) et microphytoplancton. Cette dernière classe de taille (la plus grande) est associée aux diatomées. Le lien entre classes de taille et groupes fonctionnels ¹ n'est néanmoins pas direct. Cette séparation a été effectuée dans le but de différencier les voies de reminéralisation et d'export de la matière organique. En terme de phytoplancton, la séparation en trois classes s'est appuyée sur la distinction entre différents types réalisée à partir de mesures de

¹Un groupe fonctionnel est un groupe d'espèces présentant un comportement similaire pour un processus écologique ou une fonction donnée de l'écosystème.

taxonomie (B. Quéguiner, communication personnelle), de données HPLC (Claustre *et al.*, 2005) et de mesures de cytométrie en flux (Thyssen *et al.*, 2005; Karayanni *et al.*, 2005).

Le phytoplancton est à l'origine de la production de matière organique appelée production primaire. La représentation de cette production par le modèle est primordiale car elle est à la base du fonctionnement de l'écosystème. Pour chacun des groupes, la photosynthèse est limitée par les paramètres suivants :

- les nutriments : la limitation par les nutriments est basée sur une relation de Michaelis-Menten et prend en compte une relation d'inhibition de l'absorption de NO_3 par l'ammonium (équations 22, 23 et 24; Fasham *et al.*, 1990).
- la lumière : cette limitation est décrite par une relation exponentielle entre le taux de photosynthèse et le PAR (Photosynthetically Available Radiation; équation 21). Ce PAR est déterminé en fonction de l'éclairement de surface et de l'absorption de cet éclairement par la chlorophylle située dans les couches supérieures de la colonne d'eau. Il est moyenné sur la profondeur de couche de mélange afin de prendre en compte le mélange des cellules phytoplanctoniques dans cette couche. Le modèle prend également en compte l'inhibition de la photosynthèse par les éclaircissements de forte intensité (Platt, 1980).
- la température : cette dépendance est décrite par une fonction exponentielle (équation 20; Eppley, 1972).

La limitation totale est déterminée comme étant le produit de l'ensemble de ces limitations (Fasham *et al.*, 1990).

Par ailleurs, dans le cas des diatomées, le rapport Si/N est variable (équation 34). Il représente la variation de l'épaisseur du frustule en réponse aux limitations de production (Flynn et Martin Jézéquel, 2000). Les bornes supérieure et inférieure de ce rapport sont fixées sur la base de données écophysiologiques.

Une partie de la matière organique produite est perdue par le phytoplancton sous forme d'exsudation, de mortalité, de broutage et, pour les diatomées, d'agrégation (dépendante des conditions environnementales, Alldredge et Jackson, 1995).

Le zooplancton est lui aussi divisé en trois classes de taille : nano, micro et méso zoo-

plancton. Cette distinction s'appuie sur l'estimation de la biomasse du zooplancton selon trois classes de taille : flagellés hétérotrophes (nanozooplancton), ciliés (microzooplancton) et copépodes (mésozooplancton) (Karayanni *et al.*, 2004 ; V. Andersen, communication personnelle ; Labat, communication personnelle). Ces divisions ont pour but de représenter plusieurs voies de transfert de matière organique. Le devenir de la matière organique produite par les autotrophes est fortement contraint par le broutage : le broutage par les plus petits organismes entraîne une reminéralisation importante alors que les niveaux trophiques les plus élevés participent davantage à l'export particulière (Legendre et Lefèvre, 1995).

Au cours du broutage, seule une partie de la matière organique est réellement assimilée, le reste est distribué sous forme de pelotes fécales ou excrété en ammonium/urée et dans une moindre mesure en matière organique dissoute (équations 6, 7 et 8). La fraction siliceuse des diatomées et des détritiques ingérés ne peut être assimilée et se retrouve entièrement dans les pelotes fécales (équations 17 et 18).

Afin de représenter finement les flux d'export et de régénération, les compartiments détritiques et de matière organique dissoute ont également été subdivisés. Les détritiques sont séparés en deux réservoirs selon un critère de taille. Les petits détritiques sont formés des pelotes fécales et de la mortalité des petits organismes (équation 10). Les gros détritiques sont formés à partir de la mortalité du microphytoplancton et du mésozooplancton (équation 11). Ces deux compartiments sédimentent à des vitesses différentes. La matière organique dissoute est divisée en trois compartiments selon un critère de labilité. Ces compartiments sont approvisionnés par l'exsudation du phytoplancton, l'excrétion du zooplancton ainsi que la dégradation des détritiques.

La matière organique dissoute labile est directement disponible pour les bactéries libres qui sont à l'origine de la régénération de l'ammonium.

Le schéma conceptuel de ce modèle ainsi que sa paramétrisation sont décrits en détail dans l'article joint.

2.2 Modèle physique

Dans le cadre du développement et de la paramétrisation d'un nouveau modèle biogéochimique adapté à la région POMME, il apparaît nécessaire, dans un premier temps, d'utiliser un modèle dynamique à une dimension pour étudier le fonctionnement du modèle biologique et les variations engendrées au sein du système par les variations saisonnières des forçages (lumière, MLD).

Une première simulation était basée sur le couplage du modèle biogéochimique avec un modèle dynamique 1D simulant l'évolution moyenne de la MLD sur le domaine POMME.

Ce modèle a été développé pour ajuster les flux de surface et les précipitations sur l'ensemble du domaine POMME. Dans ce but, il présente des équations de température et salinité modifiées de manière à représenter l'ensemble du domaine (Caniaux *et al.*, 2005b). Compte tenu de la durée de la simulation (un an, du 27 septembre 2000 au 3 septembre 2001), la tendance correspondant à l'advection horizontale a été prise en compte pour la température et la salinité.

L'utilisation d'un modèle représentant la dynamique moyenne de la zone s'avère rapidement insatisfaisante notamment dans la représentation du déclenchement et de la durée du bloom. En effet, au sein de notre zone d'étude, il existe un gradient Sud-Nord important de MLD hivernale (de Boyer Montégut *et al.*, 2004). L'utilisation d'un modèle 1D représentant l'évolution moyenne de la zone ne permet pas de reproduire ces caractéristiques. La couche de mélange moyenne simulée ne représente pas la moyenne des couches de mélange observées sur le domaine et néglige ainsi la forte variabilité au sein de la zone. Compte tenu de l'importance de la MLD sur la PP, à travers la lumière reçue par les cellules et l'apport hivernal de nutriments, ce défaut de représentation de la MLD a des conséquences non négligeables sur la représentation du fonctionnement de l'écosystème planctonique.

Dans cette optique, l'étude du cycle annuel de l'activité biologique est réalisée en une dimension à partir de conditions hydrodynamiques provenant d'un modèle à trois dimensions. Au sein de ce modèle, dans les équations primitives, le gradient horizontal de pression a été remplacé par la vitesse géostrophique calculée par le modèle quasi-géostrophique SOPRANE (Giordani *et al.*, 2005). La durée de simulation est la même que pour le modèle 1D soit un

an du 27 septembre 2000 au 3 septembre 2001. Dans le cadre de notre étude, des simulations 1D ont été réalisées en douze points distincts du domaine. Comme précédemment, ce couplage prend en compte l'advection des traceurs dynamiques (température et salinité) mais pas celle des variables biogéochimiques. Ce choix de considérer plusieurs points distincts est un compromis entre la représentation annuelle à une dimension et la prise en compte de la variabilité spatiale du domaine d'étude.

2.3 Cycle annuel du fonctionnement de l'écosystème planctonique au sein du domaine POMME

Cette étude fait l'objet d'un article à soumettre à "Journal of Geophysical Research".

Résumé

Dans le cadre du programme POMME (Programme Ocean Multidisciplinaire Méso Echelle), nous avons développé un nouveau modèle biogéochimique complexe. Il vise à reproduire la complexité de l'écosystème planctonique en Atlantique-Nord et son cycle saisonnier. Un des objectifs de cette étude est de rassembler en une vue générale l'ensemble des données biogéochimiques récoltées au cours des campagnes d'échantillonnage. Considérant la grande variabilité spatiale de notre domaine d'étude, nous avons étudié plusieurs sites distincts à l'aide d'une configuration 1D. Pendant l'année simulée, l'écosystème montre une production significative en hiver suivie par un bloom d'intensité moyenne. Le faible f-ratio indique que la régénération est importante tout au long de l'année et entretenue par le transfert de matière organique dans la boucle microbienne. Les stations étudiées montrent un comportement différent du système entre le nord et le sud du domaine, avec une production principalement limitée par les nutriments au Sud et par la lumière au Nord. Cette variabilité s'explique par un gradient S-N de profondeur de couche de mélange (MLD). Cette variabilité, ajoutée à une disponibilité en nutriments plus importante au Nord, se traduit par un gradient S-N de l'intensité des flux biologiques. Bien qu'elle présente un gradient S-N, la ML hivernale est d'épaisseur réduite (entre 100 et 250m) dans tout le domaine d'étude. Dans ces conditions, deux paramétrisations distinctes ont été testées. L'une prenant en compte une lumière moyenne sur l'épaisseur de la ML (c'est à dire considérant les cellules uniformément mélangées dans cette couche) et l'autre prenant en compte le rapport ML/couche euphotique (c'est à dire considérant l'histoire des cellules et le temps passé sans lumière). Aucune n'a pas permis de représenter de manière satisfaisante la limitation par la lumière en hiver. Ces résultats suggèrent que certains mécanismes intervenant dans la photosynthèse ne sont pas parfaitement appréhendés par les modèles.

Seasonal evolution of the planktonic ecosystem in the Northeast Atlantic (POMME experiment. Part 1 :synthesis of the POMME observations with a 1D-ecosystem model

L. Mémerly,¹ S. Roudesli,¹ S. L'Helguen,² M. Lévy³ and H. Giordani,⁴

L. Mémerly, LEMAR/IUEM, UMR6539 CNRS/UBO, Technopole Brest Iroise, 29280 Plouzané, France. (memery@univ-brest.fr)

¹LEMAR/IUEM, CNRS/UBO ,
Plouzané, France.

²LCM, UMR 7144, CNRS/UPMC/UBO ,
Roscoff, France.

³LOCEAN/IPSL, CNRS/IRD/UPMC,
CNRS, Paris, France.

⁴CNRM, CNRS/Météo-France, Toulouse,
France.

Abstract. The POMME project aims at describing the processes regulating the physical and biogeochemical characteristics of the mode water masses and the fate of the subducted and exported biogenic matter in the North-Eastern Atlantic Ocean. In this framework, a new biogeochemical model had been developed in order to capture the complexity of the pelagic ecosystem of the domain and to reproduce its functioning time evolution. This numerical experiment allows to assemble in a general view the whole biogeochemical observations carried out during the cruises. This annual evolution is expressed by the model both in terms of stocks (nutrients, chlorophyll, zooplankton, bacteria and organic matter) and fluxes (primary and bacterial production, export). During the study period, observations describe a significant production in winter followed by a middle range spring bloom. The low f-ratio indicates that regenerated production is important all over the year.

In this system, primary production is mainly due to the smallest autotrophic classes : this result is imposed by the data, which show that diatoms are always limited by Silicate (and/or Iron) during POMME, even during the bloom. The ecosystem shows a meridional variation, with a larger impact of large cells (diatoms) in the north, associated with stronger export production. Moreover, in agreement with other studies in the same area, the POMME region can be divided into two provinces : north of 42°N, light limitation controls the bloom and the production regime is of sub-polar type, whereas more south, nutrient limitation plays a larger role and the regime tends to shift toward a sub-tropical one. Finally, several sensitivity experiments have shown that

the intermediate regime, when the Mixed Layer depth is deeper than the Euphotic Layer without being “too” deep (less than twice the Euphotic Layer), cannot be represented by standard parameterizations : the memory of the cells within the Mixed Layer (Lagrangian approach) must be explicitly considered.

1. Introduction

Conducted in 2000 - 2001, the POMME (Programme Océan Multidisciplinaire Mésos Échelle) program aims at understanding the dynamical and biological processes which drive water mass characteristics before they are isolated from the atmosphere into the main thermocline for several years (Mémery *et al.*, 2005). The studied region (15-21°W, 38N-45°N) was chosen because it is an area of Subpolar Mode Water formation (Mac Cartney and Talley, 1982) : it is divided into two regions, delimited by a discontinuity of the winter Mixed Layer Depth (MLD) (figure 1) and, although rather weak on average, the main circulation is directed southward. These two conditions are favorable for thermocline ventilation by mode waters, which in fact occurs in that region (Paillet and Arhan, 1996).

The program was based on intense local surveys, with many different types of observations, during several seasons (Mémery *et al.*, 2005). As tracer distributions were the major focus of the cruises, emphasis was put on observations describing the transformation of inorganic matter into organic matter, and of organic matter into inorganic matter, as well as the first levels of the food web (phytoplankton, zooplankton and bacteria). Either during regional coverage or during process study stations, the basic structure of the food web was sampled : this was obtained by measuring different stocks or fluxes in terms of either physiological criteria (like size or functional considerations) or chemical characteristics (like lability for organic matter). Although it is impossible to estimate all the parameters which could be relevant to perfectly constrain the behavior of an ecosystem, it is believed that the dataset is rich and complete enough at least to try to represent the food web with the help of a rather complex model. By rather complex, we mean that this extensive data

set makes possible to constrain at first order different types of phyto and zooplankton, generally characterized by their size range : the variability of their stocks and of several associated fluxes, as well as some basic parameters, was sampled and estimated during the cruises. Therefore, in order to synthesize the field data and to build regional balances of the major biogeochemical tracers, a model with a complexity adapted to the observations has been developed. This paper presents the calibration of this model and discusses the meridional gradient of the production regime, supposed to be associated with the winter MLD distribution. Based on this model, a companion paper will present the behavior of the ecosystem in the NE Atlantic Ocean and will explore the need for such complexity in order to represent the seasonal variability of tracer fields and major biogeochemical fluxes.

After a presentation of the POMME cruises, the article is divided into three main parts : the first one presents the physical and biogeochemical models, with a discussion about the choice of the parameters, the second part deals with the validation of the simulation, the third part addresses two specific issues : the north-south variability of the main fluxes, and the state of the ecosystem during winter, when the Mixed Layer Depth (MLD) is deep.

2. The field programm

2.1. POMME cruises

From September 2000 to October 2001, four cruises took place (table 1), with two vessels besides the first one (POMME0 - P0 : September 2000). The most complete coverage occurred during POMME1 (P1 : February-March 2001) and POMME2 (P2 : March-May 2001), with a specific focus on winter (pre-conditionning conditions) and spring (subduc-

tion and bloom). The last cruise POMME3 (P3) took place in late August - early October 2001, one year after P0. The cruises were usually divided into two legs, the first one (L1) dedicated to an eddy resolving coverage of the area with CTD stations and basic JGOFS type of measurements (nutrients, oxygen, inorganic and organic carbon, phytoplankton, bacteria, primary and bacterial productions, bio-optical observations, etc..), and the second one (L2) dedicated to 4 two-day process studies during quasi-Lagrangian stations for one vessel and to small scale surveys across fronts and eddies for the other vessel. A complete set of physical, chemical and biological parameters was measured to give information on the meso scale dynamics, on the mixed layer evolution, on the biogeochemical stocks and fluxes, and on the ecosystem structure : for more details, the reader is referred to Mémery *et al.* (2005).

2.2. POMME observations

During the POMME cruises, a comprehensive dataset of very different parameters was obtained. Besides the basic physical and biogeochemical tracers (temperature, salinity, oxygen, nutrients, carbon, dissolved organic matter, chlorophyll, particles, etc..), more specific observations were undertaken in order to describe the major biogeochemical fluxes and the global behavior of the pelagic ecosystem. Concerning the primary producers, either direct measurements of taxonomy (B. Quéguiner, personal communication), HPLC data (Claustre *et al.*, 2005) or flux cytometry measurements (Thyssen *et al.*, 2005 ; Karayanni *et al.*, 2005) make it possible to distinguish different types of phytoplankton. Moreover, during the second leg, size fractionned nitrogen uptake rates (nitrate, ammonium, urea) and chlorophyll contents were estimated, for picoplankton (< 2 microns), nanoplankton (between 2 and 10 microns) and microplankton (> 10 microns).

Estimates of flagellates (nanozooplankton), ciliates (microzooplankton), and copepods (mesozooplankton) were done, using either ciliates and flagellates counting (Karayanni *et al.*, 2004), nets (WP11, Bioness - Andersen *et al.*, 2006) or OPCT (Labat, personal communication). Finally, bacterial biomass and production were also sampled (Thyssen *et al.*, 2005 ; Karayanni *et al.*, 2005), as well as community production and respiration (Maixandau *et al.*, 2005a; Maixandau *et al.*, 2005b). Sediment traps were deployed, either during the process studies stations of leg2, during 2 days (Goux *et al.*, 2005), or during a year and a half at four moorings, at two depths : 400 and 1000m (Guieu *et al.*, 2005).

3. Method

3.1. The biological model

We aim at studying the biogeochemical fluxes implied in the POMME planktonic ecosystem and their evolution during the sampling period. Therefore, as a rather complete dataset has been obtained (for instance on phytoplankton and zooplankton compositions), the structure of the model is rather complex, although we are aware of the difficulty of calibrating such models, characterized by a large number of parameters (Denman, 2003).

The model considers three types (sizes) of phytoplankton. As the "microphytoplankton" is considered as being diatoms, and as some parameters are associated to specific species, the model is supposed to represent functional groups. Nevertheless, there is no direct link between groups and sizes, that means that some care should be taken during the validation, as fluxes are associated with sizes. Following the same procedure, three types of zooplankton are simulated in this model. In order to take into account the export production consistently with the food web, two size classes of particles are included.

Finally, three Dissolved Organic Matter (DOM) reservoirs characterized by their lability are considered. The conceptual scheme of this new model is described in figure 2, and the equations are presented in table 3 and 4. With this structure, the model is expected to represent correctly the processes which regulate the major material fluxes in the ecosystem: primary production, regeneration and export both particulate and dissolved (Lévy *et al.*, 1998), and to simulate the planktonic succession.

3.1.1. Nutrients

Like many others, this model is based on nitrogen. Nevertheless, as a phytoplanktonic compartment is associated with diatoms, a coupling with silicium is also considered. The basic coupling between the different elements (C, N, Si) follows Redfieldian considerations with given ratios for each compartment (5).

Therefore, this model contains three limiting nutrient compartments:

- two nitrogenous nutrients: nitrate and ammonium/urea, in order to separate new and regenerated productions (Dugdale and Goering, 1967). Nitrate is mainly provided by winter vertical mixing from the deep ocean but also by nitrification in the biological layer : strictly speaking, this part is in fact associated with regenerated production. Ammonium is a regeneration product, coming from bacterial production, zooplankton activity and detritus remineralization.

- one siliceous nutrient is also included to simulate silicification needed for diatom growth. The biogenic silica is transferred to detritus during diatoms mortality and aggregation and with fecal pellets of zooplankton. According to in situ observations (Nelson *et al.*, 1995), dissolution of silicium occurs in the euphotic layer, and this process is included, with first order kinetics.

3.1.2. Phytoplankton

As already explained, three different phytoplankton compartments are considered here. Following Claustre *et al.* (2005), at first order, they are linked to functional groups and size through HPLC and size fractionated observations, although the correlation between pigments, taxa and sizes is never straightforward.

- the microphytoplankton is supposed to represent exclusively diatoms. Observations during POMME show that this is an over-simplification: the diatom sizes could be smaller than 10 microns (Leblanc *et al.*, 2005), and other large phytoplankton (dinoflagellates) were present during fall (P3 : Claustre *et al.*, 2005).

- the nanophytoplankton is mainly associated with small autotrophic flagellates
- the picophytoplankton represents the smallest cells, mostly eukaryotes and cyanobacteria.

These two last groups are expected to take an active part in the recycling of organic matter through their role in the microbial loop. Their productions are expected to have different fates through grazing: grazing by small predators implies remineralization whereas grazing by larger predators allows a transfer of organic matter toward the high levels of the food web and a larger participation in particulate export flux.

Primary production is limited by several environmental parameters :

- temperature. Temperature affects phytoplankton growth by modulating nitrogen uptake and metabolic maintenance processes (Eppley 1972). The temperature dependence of growth is treated as an exponential function for all the organisms.

- nutrients. The nitrogen limitation is based on a Michaelis - Menten relationship, with an inhibition of NO_3 uptake by NH_4 , following Fasham *et al.* (1990, afterwards

FDM) : that means that the C/N ratio of phytoplankton is fixed and does not vary with time, contrary to what can be simulated using quota models. The silicium uptake follows the same functional relationship. Nevertheless, we have included a new stoichiometric consideration, which takes into account the fact that, when formation of organic matter is limited, the frustule thickens relatively, and the Si/N ratio increases (Flynn and Martin Jézéquel, 2000) : ecophysiological constraints limit the upper and lower values of this ratio, in order to allow the diatom cell to be viable.

- light. The carbon uptake is linked to the available light, and the function (eq. 21) considers an exponential relationship between photosynthetic rate and Photosynthetically Available Radiation (PAR). The vertical PAR profile is computed in terms of pigment (chlorophyll) content, following a simplification of the bio-optical model developed by Morel (1991) and already used in different studies (Foujols *et al.*, 2000 ; Lévy *et al.*, 2005b). It is averaged on the MLD to represent the mixing of autotrophic cells into the ML. The diurnal variability of the PAR is not taken into account : as the actual doubling period of photosynthetic cells is close or larger than one day, primary production is computed using the average daily PAR. Our model takes also into account the inhibition of photosynthesis for high light intensities. Moreover, physiological adaptation of algae makes the C/Chl ratio vary in terms of light and nutrient concentrations : this variability is also considered, following the parameterization proposed by Doney *et al.* (1996).

Different processes are considered in the phytoplankton loss terms. Exudation feeds the DOM compartments, and is a small fraction of primary production. Although processes linked to phytoplankton "mortality" are not well constrained, this term is taken into account as a first kinetics relationship : the dead cells are converted into small detritus,

besides microphytoplankton (diatoms) which is found in the medium detritus compartment. Aggregation is also considered for diatoms (eq. 31) : *in situ* and experimental data have shown that, at the end of a bloom, during stress conditions, diatoms tend to in fact form aggregates, which could favor export outside the euphotic zone (Alldredge and Jackson, 1995). Finally, phytoplankton is grazed by zooplankton : the grazing terms follow the parameterization used in FDM, which states that the grazing intensity on a prey is all the more intense that the prey concentration is relatively higher. Picophytoplankton is grazed by nano and microzooplankton, and nanophytoplankton by micro and mesozooplankton, whereas microphytoplankton is grazed by mesozooplankton.

3.1.3. Zooplankton

Following the same procedure as for primary producers, three zooplankton classes are considered, which are associated with fonctionnal groups, although they will be presented in terms of size. The largest class is expected to play a classical role in the way of export whereas the smallest classe takes an important part on microbial loop, that is to say on recycling. The medium class is a link between these two ways.

Nanozooplankton (small flagellates) feeds on picophytoplankton, as well as on bacteria and small detritus. Associated at first approximation with ciliates, microzooplankton grazes on nanophytoplankton, heterotrophic flagellates (Verity, 1991), and small detritus : the possible small part coming from diatoms (Sherr and Sherr, 2002) is neglected at first order. Finally, the diet of copepods or mesozooplankton is based on the two largest classes of phytoplankton, microzooplankton and on the two sizes of detritus because a phytoplankton diet is not always able to balance respiratory costs (Dam *et al.*, 1993; Schnetzer and Steinberg, 2002).

Only a fraction of grazed material is assimilated, the non assimilated fraction being found as fecal pellets in the small detrital compartment. Part of the assimilated material supports growth, the remaining being excreted as NH_4 /urea and, in a smaller extent, DOM. Moreover, zooplankton can not assimilate the siliceous part of their food, which is totally excreted in the fecal pellets. The other loss term is associated with mortality, which is parameterized with a Michaelis-Menten relationship function of zooplankton concentration. For mesozooplankton, this mortality includes implicitly grazing by higher predators and is described with an Ivlev closure (eq. 28, from Spall, 1997).

Like for phytoplankton, the C/N ratio is fixed. As the nanozooplankton is able to graze bacteria, characterized by a smaller C/N ratio, in order to balance the C and N fluxes, the ingestion of relatively more nitrogen is compensated by a N flux directed toward NH_4 (eq. 6 ; Drange *et al.*, 1994).

3.1.4. Bacteria

Bacteria directly use labile DOM (DOL) to produce ammonium. But they can also uptake ammonium to conserve the nitrogen balance, as the C/N ratios for bacteria is much smaller than for DOL. That means that bacteria can compete with phytoplankton in terms of NH_4 resources. The uptake of DOL follows a Michaelis - Menten relationship, and the NH_4 uptake is computed in order to balance the N fluxes. The bacterial growth efficiency defines part of the uptake which is used for growth, the remaining being directed to NH_4 . Bacteria mortality (lysis or infection by viruses) is considered as a source of ammonium and is linearly dependant on bacterial biomass.

3.1.5. Detritus

Consistently with the living pools, the detritus compartments are size discriminated : only two classes are explicitly considered. They differ by their breakdown rates and sinking rates. They can be grazed by equal or superior classes of zooplankton. Aggregation and desaggregation of detritus are not considered here.

The smallest size is composed of fecal pellets, dead cells of the two small compartments of phytoplankton and zooplankton. The large size detritus is sustained by the mortality of the large sizes of the phytoplankton (diatom aggregate) and zooplankton (mesozooplankton mortality). The loss terms consist in grazing and remineralization : this last process is simply represented by a linear function. All the detrital compartments include a siliceous part (eq. 17 and 18), which is remineralized in silicate, without any explicit representation of specific processes (dissolution, bacterial activity). These compartments are sustained by the loss processes of diatoms (mortality, grazing) converted in Si units by using the diatom Si/N ratio.

3.1.6. Dissolved Organic Matter

Three DOM compartments are considered in the model in order to separate labile DOM (DOL), which contributes to the microbial loop and takes part in the regeneration processes being taken up directly by bacteria, and semi-labile (DOS) and refractory DOM (DOR), which can be exported out of the mixed layer by vertical diffusion and deep winter mixing : these compartments are characterized by different breakdown rates.

3.2. Choice of parameters

The counterpart of the use of a relative complex trophic web model is the large number of parameters that need to be defined (listed in table 5). For biological parameters, assignment of values is difficult due to lack of data, significant uncertainties of observations, as

well as their large variability. There are generic values for some parameters for this kind of model (FDM) which were considered as a first step. Some studies conducted in the North Atlantic Ocean provide us with a range of values for other parameters (Harrison *et al.*, 1996 ; Cloern *et al.*, 1995). Whenever they were available during the model development, observations and process studies carried out during POMME were also used to constrain some of these parameters. Finally, for the remaining parameters for which data is missing, a classical tuning exercise was undertaken in order to simulate as correctly as possible the seasonal cycle and planktonic succession in the POMME area.

3.2.1. Phytoplankton parameters

The set of the photosynthetic parameters have been defined according to bio-optical observations done during the cruises (Claustre *et al.*, 2005). Nevertheless, as the raw Claustre's estimates were giving unrealistic results (with almost no picoplankton and very high concentrations of diatoms), which were not possible to correct by tuning other free parameters (grazing and/or mortality), and as these observations are associated with errors which can be high (Claustre *et al.*, 2005), some adjustments were made. These adjustments remained within the range of the error estimates given by Claustre *et al.* (2005). The C/Chl ratio varies between 40 and 150 mgC/mgChl for the two smallest classes (Lévy *et al.*, 1998) which are in the range of the extreme values measured (Cloern *et al.*, 1995) but the minimal value of this ratio reaches only 20 mgC/mgChl for diatoms which are assumed to fit better to low light intensity. Different half saturation constants are taken into account for nitrate and ammonium uptake (FDM) and these parameters differ also with the type of phytoplankton. In previous studies, large values of nitrate were used in addition to the inhibition effect of ammonium on nitrate uptake. Harrison

et al. (1996) discussed these values and presented a lower set of values for these uptake parameters. Moreover, the smallest sizes are less limited by nitrogen than diatoms. These general considerations were used to define the half saturation constants, which were also tuned in order to obtain the correct order of magnitude for the different primary producers. It was moreover assumed that the NH_4 half saturation constant is around one order of magnitude smaller than the NO_3 one. During the POMME study, data could show relatively high variability of the C/N ratio (from 4 to 9), without any obvious correlation with other parameters : therefore, as a first approximation, in the model, a mean value of 6.6 is adopted.

Unlike the bio-optical parameters, the parameters defining the loss terms are not different. In fact, the exsudation and more specifically mortality rates are quite low, which implies that the loss terms are mostly driven by grazing. This implies that the phytoplankton concentrations and the species succession result entirely from primary production limitation (light and nutrient) and grazing pressure.

3.2.2. Zooplankton parameters

Predation by zooplankton represents the top-down control of phytoplankton biomass. The different zooplankton grazing rates and preferences have been tuned to obtain a satisfactory seasonal succession of phytoplankton, in good agreement with size class difference, as well as correct order of magnitude of the different zooplankton stocks. The specificities of micro versus nanozooplankton are little known thus, for most of the parameters, these two groups admit similar values: their major difference comes from their own diet. The part of the assimilated and the excreted fraction of food are the same for the three compartments : we assume that they vary with the nature of the food (living or detrital)

rather than with the group of zooplankton. The three classes admit a constant redfield ratio of 6.6 mmolC/mmolN.

3.2.3. Detritus parameters

The settling velocity of small particles is set to 1m d^{-1} , a value of 10m d^{-1} is chosen for the large particles. The breakdown rates, respectively of 0.1 d^{-1} and 0.067 d^{-1} , allow the remineralization of the small particles in the biological layer, whereas medium particles contribute to export.

3.2.4. Dissolved organic matter parameters

The dissolved organic matter produced by phytoplankton and zooplankton excretion is mainly directed toward the labile compartment (at 60%), the remaining being equally distributed towards the other two DOM compartments. The semi-labile and refractory pools are not directly available for bacteria growth, their breakdown rate are respectively of 1 month^{-1} and 1 y^{-1} . The three DOM compartments admit high Redfield ratio, respectively 10 mmolC/mmolN for DOL, 12 for DOS and 14 for DOR.

3.3. The physical model

The POMME area is localized at the boundaries of two distinct regions in terms of annual cycle (Lévy *et al.*, 2005b). North of 41°N , the winter mixed layer is deep, and the production regime shows a clear sub-polar behavior, with low winter production and a strong bloom. South of that line, as the winter mixed layer is much shallower, primary production is less inhibited by light, and it can be rather strong during winter, when the nutrients are at their highest levels : the southern region is more associated with a sub-tropical regime. This north - south gradient is then strongly driven by the mixed layer depth variation. As the biogeochemical fluxes behave non linearly in terms of physical

forcings, for the present study, a series of 1D simulation have been carried out in order to tackle this meridional pattern. We make use of the 1 year - 3D simulation of Giordani *et al.* (2005), extracting annual evolution of 1D dynamics at different points of the domain. The main drawback of this approach comes from the advection terms, which are neglected : only the mixed layer dynamics, that is to say the time evolution of vertical turbulent mixing, is considered. This compromise is only motivated by practical considerations. We aimed at calibrating a biogeochemical model, and at describing the basic behavior of the system in the POMME area : the first goal is difficult to reach in 3D configuration, and the second one is believed to be obtained with a 1D configuration, although some bias can be expected if the dynamics is not perfect. Figure 3 shows the average Seawifs chlorophyll distribution of the POMME area, with the winter maximum of the MLD during in 2001. The average variability is mostly meridional, as shown by the chlorophyll map, but the zonal variability can nevertheless be strong : the MLD distribution shows that it is mostly driven by mesoscale features. Therefore, in order to sample the whole area, four latitudes are considered, and each latitude is sampled at 3 different longitudes. The position of the twelve "stations" are represented by the white crosses (figure 3).

3.4. Initial conditions

The simulation describes the first five hundred meters of the water column with a regular vertical grid of five meter resolution. Like for the physical 3D model used here (Giordani *et al.*, 2005), the simulation begins on september 27th 2000 with the P0 cruise. Compared with the other cruises, P0 was the lightest one : some data are not available to initialize all the variables. In order to initialize the run, when data are missing (for organisms for

instance), we use data collected during P3, at the same season, one year later. Otherwise, P0 observations (nutrients) are used. The twelve stations were initialised using the closest *in situ* profile.

4. Results

Taking into account the two different legs, the model results of the standard run (STD) are compared either to the average of the L1 stations, or to the four 2-day process studies stations of L2, which were located at very specific locations. The POMME area is quite heterogeneous. The large scale heterogeneity, associated with two "regions" on either side of the gradient of the winter MLD (Lévy *et al.*, 2005a) is supposed to be taken into account by the sampling strategy chosen for the simulations. Nevertheless, the smaller (meso and sub meso) scales have also an impact on the distribution of tracers (Mémery *et al.*, 2005 ; Lévy *et al.*, 2005b). Moreover, the first legs lasted around three weeks, which means that, mostly during the bloom, synopticity was not achieved. Therefore, either temporal (L1) or spatial (L2) aliasing is very likely during this validation exercice (Lévy *et al.*, 2005b). As the biological model has a non linear behavior, this aliasing could have a strong effect. Nevertheless, with these reserves, it is expected that the extremely rich POMME data set will give a good idea about the quality of the simulation, and that realistic global balances can be presented as well.

4.1. Physical forcings

MLD and solar fluxes are elements which have an important influence on the seasonal ecosystem evolution. The model shows, for the different stations in the POMME area, a progressive MLD increase from the beginning of the simulation (end of September 2000)

to the end of February when it reaches its maximum (figure 4). There is a strong MLD gradient between the southern and the northern regions : the MLD is never larger than 150 m at 38.5°N, 17°W (Station 3), whereas it is deeper than this limit at 44.5°N, 20°W (Station 10) during the whole February month, when it can reach 300 m. It shallows within a six weeks period up to a depth of 30m in the middle of April. Due to bad weather conditions, a ML deepening of around 100 m occurs at the end of March in the north (figure 4). The rest of the year presents a relatively steady MLD between 15 and 25m. The meridional MLD differences are mostly explained by the atmospheric forcings : the solar and total heat fluxes are smaller, and the wind events are stronger during the whole year at 44.5°N compared to 38.5°N (Caniaux *et al.*, 2005b).

4.2. Standing stocks

4.2.1. Nutrients

Figures 5,6,7 represent the annual evolution of major stocks and biogeochemical fluxes obtained by the model. In order to present simultaneously the average behavior of the model, and an estimation of the spatial variability, both the mean results, with the associated standard deviation, and results from three specific stations are shown. Station 3 (38.5°N, 17.0°W) and 10 (44.5°N, 20.0°W) are respectively associated with the smallest (largest) primary productions of the whole set of stations : the first (second) one is characteristic of the south (north) POMME subdomain. Station 6, located at 40.5°N, 17.0°W, can be considered as the 'average' station of the POMME area (in spite of little divergence from the average of the twelve stations), although later discussions will show that the meaning of 'average' is in fact rather ambiguous and not straightforward.

Nitrate is the major nitrogenous nutrient available for phytoplankton (Ward, 2000). Its evolution is thus an important indication of the ecosystem state. Initialization in autumn shows nitrate depletion at the surface (figure 5a). The nitrate concentration rises gradually with destratification when the MLD is maximum at beginning of March. As soon as the restratification begins, surface nitrate concentration decreases due to utilization by phytoplankton (figure 5a, h) and no compensation by vertical mixing. Nitrate surface depletion occurs again by the end of April. The south - north gradient is clearly seen by the strong increase with latitude in NO_3 concentrations during winter : this pattern is mostly driven by the variations of the MLD. Moreover, the southern stations, like the one at 38.5°N (red curve), are associated with two maxima in nitrate, whereas the other stations are rather characterized by a high single peak, more specifically for stations located at around $40.5 - 42.5^\circ\text{N}$, like Station 6 (green curve). The general evolution of nitrate agrees with data, although the NO_3 content, either at the surface or integrated over 100 m (figure 5a, b), do not reach the highest values observed. This shortcoming could result from the 1D dynamics, which does not allow to consider vertical velocities, associated with the horizontal velocity divergence : comparisons with 3D simulation results using the same biogeochemical model will give a clue to that issue.

During the second leg of P2, at the four process study stations, the range of variability of the nitrate surface data is rather large (from 0.34 to 2.12 mmolNm^{-3} in average) and the model stands at the lower end of this range : this can be due to the low values obtained during winter, but also to a too fast decrease in NO_3 during the bloom. In fact, the 3D simulation done in Lévy *et al.* (2005b), using a much more simple biogeochemical model, for the period spreading from the beginning of P1 to the end of P2, shows the

same behavior : it was allotted to a too weak vertical mixing during a storm occurring during P2.

The silicate time evolution follows the nitrate one : the concentration increases during winter due to deep winter mixing and decreases with utilization by diatoms during phytoplankton development. But, contrary to nitrate, silicate is never completely depleted at the surface (figure 5c). Silicium is always a limiting nutrient for microphytoplankton growth during POMME, even at the beginning of the bloom : this results mostly from the choice of the half saturation constant of Si uptake (3.2 mmolm^{-3}) by diatoms, which was constrained by *in situ* experiments (Leblanc *et al.*, 2005).

4.2.2. Phytoplankton

The model results in terms of phytoplankton are compared with observations only through the chlorophyll content. This comparison is tricky because of the variability of the C/Chl ratio with light and nutrients conditions (Doney *et al.*, 1996) : the estimate of total phytoplankton chlorophyll content implies a good representation both of phytoplankton biomass and of C/Chl ratio of each phytoplankton group.

The model describes, in agreement with data harvested in the area, a chlorophyll content higher in winter than in summer and an increase at the beginning of december, during the MLD deepening, before a decrease which begins at the beginning of April (figure 5e, f). Nevertheless, the high chlorophyll period shows different patterns following the stations : some of them, located at the center of the POMME domain (green curve) and to a lesser extent, in the south (red curve), are associated with a single and broad bloom whereas other are characterized by a transient decrease in production during February - March, when the ML is the deepest (blue curve). This last pattern is mostly driven by the light

limitation, e.g. by the mixing in the surface layer. Although there is no *in situ* data before POMME1, SeaWiFS data allows a broader time coverage of the surface chlorophyll data (yellow curve) : they are globally in agreement with *in situ* data. Therefore, the model time evolution tends to show a too strong concentration before and during P1, as well as a bloom which decreases too early : during the second leg of P2, at the beginning of May, both *in situ* data (circles) and satellite data are larger. This shortcoming is much less strong for the integrated chlorophyll (figure 5f). As a matter of fact, figure 5h emphasizes that the increase of the surface phytoplankton biomass between January and April is relatively much more significant than for chlorophyll, e.g. the biomass relative evolution is more similar to the one of the Seawifs data than to the chlorophyll simulated with the model. This shortcoming found for surface chlorophyll could result from the relationship used to determine the C/Chl ratio in terms of light. Numerical experiments show that this C/Chl term is very sensitive for chlorophyll concentrations, but is much less important in terms of biomass and primary production because there is a partial compensation in the phytoplankton growth equation. The poor representation of chlorophyll during winter could also come from an inadequate parametrization of primary production when the winter ML is deep (light limitation). This issue will be addressed in the discussion.

We now quantify the proportion of each size class within the total chlorophyll content and compare it with data. For this comparison, we use measurements of the chlorophyll concentration after filtration. Particles were separated into three size classes: larger than $10\ \mu\text{m}$ (micro), between 2 and $10\ \mu\text{m}$ (nano) and smaller than $2\ \mu\text{m}$ (pico). We compare the proportions of the different classes in surface chlorophyll concentration described by model and data.

Filtration data (O in figure 6) presents a picoplankton dominance during summer (P3), and smaller proportions during the bloom. Nanoplankton represents a less variable proportion of the total chlorophyll *a*, generally about 30% except at some stations of the cruise P2 where it is the dominant group. The contribution of microplankton seems to be more variable with a value of 20-25% during February and March, 10 to 50% (depending on the station) during the following period of the spring development and values inferior to 15% during P3. Globally, the model reproduces correctly the order of magnitudes of the different sizes, but seems to underestimate picoplankton, and overestimate microplankton during winter (P1).

Pigment HPLC data (X in figure 6) gives independant information concerning the phytoplanktonic distribution. Seven accessory pigments are used to discriminating particular phytoplankton groups associated to algal size. Their relative proportions multiplied by the total chlorophyll *a* concentration allow to determine the distribution of the chlorophyll *a* between three phytoplankton size classes (Uitz *et al.*, 2005). Compared to size class data, the HPLC estimates tend to show smaller proportion of picoplankton, compensated by a larger contribution of nanoplankton. Bias are unavailible with these independant methods, but the orders of magnitude of both methods are similar. Using HPLC data obtained from Claustre *et al.* (2005), figure 6a, b, c shows a better agreement with the model, mostly for P1 and P2, as the nanoplankton (picoplankton) estimated from HPCL is higher (lower). The major failure of the simulation occurs during P3, where the model results are always too high for nanoplankton and too small for picoplankton. Generally the variability described by the model is lower : either the seasonal time evolution or the 'synoptic' variability is under estimated. It is not obvious to present simple explanations

for that behavior, as many reasons could be found. Nevertheless, the fact that the parameters, more specifically those associated with photosynthesis limitation, do not vary with time, is certainly a good candidate : as a matter of fact, both pigments (Claustre *et al.*, 2005) and taxonomy analyses (Queguiner, personal communication) show that the phytoplankton population within the size classes vary with the cruises. Besides these remarks, model results show that nanoplankton is less variable than the other types of phytoplankton. Moreover, there is a trend of a larger (smaller) proportion of diatoms (picoplankton) towards the north (figure 6a, c) : this can be seen by comparing the red and the blue curves.

4.2.3. Zooplankton

The zooplankton stock is discussed in terms of biomass (in mmolNm^{-3}). Protozoa data result from counting and biovolume estimation. Biovolume is multiplied by a specific conversion factor in order to obtain biomass data (Karayanni, 2004; Maixandau *et al.*, 2005). The mesozooplankton is filtered and dried to provide dry weight biomass data. It is difficult to estimate accurately the errors, but they are known to be rather high (around 50%). The time variability is important, and it is associated with sampling aliasing. Moreover, the conversion factors can also bring consequent aliasing in the data estimates. Therefore, the validation can only be 'qualitative' : it mostly is based on the representation of the right orders of magnitude.

Observations show that mesozooplankton (copepods) dominate the zooplankton community throughout the year (figure 6e). During the bloom, concentration of the three groups increase developing with their prey (figure 6h). This development is followed by a global decrease of zooplankton. Although the order of magnitudes are consistent, the

model results do not represent accurately the evolution of the zooplankton biomass. The global zooplankton biomass is over estimated during P2 and mostly P1. Mesozooplankton is dominant in the model, but to a lesser extent. During P1, the microzooplankton proportion is in fact strongly over estimated (by a factor 2). During P3, the large zooplankton proportion is two times too small : in fact, the data tends to show an increase of mesozooplankton biomass during the period simulated, whereas the model results exhibit a strong decrease in May and afterwards (not shown). It is rather difficult to decide whether this discrepancy can be explained by bias in data, or by the model. Large zooplankton data (Andersen *et al.*, 2006) show that the species composition during the POMME surveys vary strongly with the seasons, which implies that a biogeochemical model that does not simulate precisely the physiology and the ecological links with the environment and the primary producers is certainly too crude. In fact, mesozooplankton represent in fact more the closure term of the ecosystem model (including predation by higher trophic levels) than the copepods themselves. Moreover, like in every model of this type, this top-down control has a strong impact on the behaviour of the lower trophic levels (Steele and Henderson, 1992; Edwards and Yool, 2000). In this study, basic tuning experiments have shown the crucial role of the mesozooplankton mortality on the balance of the model, but no sensitivity tests were undertaken in order to quantify the potential impact of alternative representation of this term.

4.2.4. Bacteria

Bacteria biomass evolution follows the phytoplankton one (figure 5g). A short delay of about two weeks appear between the two spring maxima as revealed by data (Karayanni,

2004). Bacteria biomass never exceeds phytoplankton biomass but the B/P ratio varies throughout the year, with minimal value at the beginning of the bloom.

Considering the large range of the observed values (from 15 to 30 mmolN m^{-2}), the model predicts relatively well the content of bacteria in the water column.

4.2.5. Organic Matter

Particulate organic matter (POM) varies over the year with an increase in winter and mostly in spring in the north, due to increase of the biological activity (figure 5d). At the same period, dissolved organic matter (DOC) is minimal due to export to the deeper layers during the destratification. During P1, the simulated DOM is in the correct range of data whereas POM is overestimated, in agreement with the large concentrations of chlorophyll and zooplankton simulated during the same period. In spring and summer, the model describes well both POM and DOM content.

4.3. Fluxes

Table 6 presents several annual results of major fluxes compared to data : it shows that the model results are globally in agreement with the estimations obtained from the observations. The following discussion deals with the seasonal variability of the ecosystem functioning.

4.3.1. Production

4.3.1.1. Primary production

In the model, primary production increases from summer to spring when it reaches its maximum value at the end of March (figure 7c). At the onset of the bloom, both NO_3 and NH_4 uptake increase. Such succession of the two kind of production show a low apparent f-ratio (NO_3 uptake/Primary production), with maximum value of 0.50 in March - April,

during the first part of the bloom (figure 7d). This is consistent with L2 observations and reveals that the ecosystem functioning is globally based on regenerated production (RP) which dominates during most of the year. Nevertheless, like the NO_3 concentrations, the NO_3 production never reaches the highest values observed during the first legs (figure 5a), whereas NH_4 uptake is on contrary too high during P1. Comparisons between the three stations emphasize a maximum in production during spring occurring later when moving northward : this behavior is associated with the time lag of the shallowing of the ML in spring. The use of the apparent f-ratio neglects the part of nitrate which comes from nitrification . The model takes into account this process and we are able to calculate a corrected f-ratio ($[\text{NO}_3 \text{ uptake} - \text{nitrification}]/\text{Primary production}$). When compared to data (not shown), the agreement is improved during P1, although the f-ratio simulated is now larger than the observed one. Nevertheless, the corrected f-ratio turn to be negative in the south during P3, whereas the observations show little nitrification during that period. This tends to emphasize that the way nitrification is parameterized in the model is not adequate. In fact, the nitrification rate is constant in the model, whereas it depends on environmental factors (NH_4 concentration and light) which vary over the year (Ward *et al.*, 1989). Whether nitrification is considered or not, the model shows a significant over-estimate of NH_4 production during P1. It has not been possible to correct substantially this shortcoming by modifying the primary production parameters.

During the process studies of L2 stations, size fractionated primary production (PP) was estimated. These observations can be compared to the model results for each size class.

In agreement with size fractionned chlorophyll (figure 6), filtration data shows a higher participation of the smallest class, which can uptake up to 90% of the total nitrogen in summer (figure 8d). Picoplankton presents a smaller participation during the bloom (with values of 40-50% during P2L2) and the largest one during fall (around 80% during P3L2). On contrary, microphytoplankton participates at a level of 10 - 20%, except during the bloom, during which its participation increases to 30%. One data is characterized by an extreme value of more than 45% : it was sampled within the A1 eddy (Mémery *et al.*, 2005), associated with a strong domination of diatoms (Leblanc *et al.*, 2005).

Pigment HPLC data (horizontal bars) presents a participation more balanced between nano and picoplankton during P1 and P3 but a net dominance of nanoplankton during P2. If the estimates of relative uptake by microphytoplankton agree between both methods, there is a consistent bias for the other size classes : the picoplankton participation is always larger by 20% with the filtration data, whereas the opposite occurs for the nanoplankton participation.

The model globally agrees with observations, more specifically with the HPLC data. Total nitrogen uptake is mainly due to pico and nanoplankton, involving 60% to 90% of the total uptake for most of the year (figure 8). Picoplankton represents between 20 and 50% of this uptake. Lower values are obtained between April and May, during the phytoplankton bloom, when diatoms can uptake up to 40% of total nitrogen. The model results show also a period where diatoms play a major role in the nitrogen uptake during January and February. There is no data at this period, but figure 6 indicate that this winter maximum is associated with a relative maximum in microplankton abundance. Almost at every station, there is a clear decrease of diatom impact during March. Finally, like for

abundance, the micro(pico)phytoplankton tends to uptake an in(de)creasing proportion of nitrogen northward (comparison between red and blue curves in figures 7a, c). The meridional variability is stronger for production than for stocks. The higher latitudes tend to favour diatom production, whereas picoplankton is more productive in the south.

The f-ratio follows a similar seasonal evolution for each size class, with an f-ratio between 0.35 and 0.50 in winter, increasing during the bloom between 0.65 and 0.75 beginning of April, and strongly decreasing down to 0.07 - 0.10 during summer. All sizes show a strong decrease in the f-ratio from May, after the bloom, when the system turns to be oligotrophic : nevertheless, the northern station is still characterized by rather large f-ratio during summer (around 25%). The three groups do not use the same proportion of the two nutrients. In agreement with data, diatom production is based more on nitrate, more specifically during P1 and P2 (f-ratio of 60% - 80%), than the other groups which achieve the major part of the nitrogen uptake on NH_4 (with a maximum f-ratio of 50% during the bloom).

4.3.1.2. Bacterial production

In agreement with the definition used by Van Wambeke *et al.* (2006), here bacterial production is defined as the net incorporation of matter into the organisms (in the model this flux is the assimilated fraction of DOL uptake and the NH_4 uptake minus the respiration flux). Bacterial production presents the same evolution as primary production but with a delay of about two weeks (from the first to the last week of March, figure 7e). This delay can be explained by the transit time of the organic matter into the microbial loop. This evolution appears consistent with observations carried out during the first leg of the POMME cruises but model overestimates bacterial production, mostly during P1. The

model describes a PB/PP ratio which varies between 10 and 30% with minimal values at the onset of the phytoplankton bloom. This range of values is in agreement with the measurements realized during the POMME cruises (Karayanni, 2004) as well other measurements realized in previous cruises in the same region (Ducklow, 1999). Observations presented in Van Wambeke *et al.* (2006) show that the Bacterial Growth Efficiency (BGE) increases from 8% during P1 to 26 % during P3. In this simulation, as the parameters are constant during the whole year, the estimated BGE, defined as $BP/(BP+BR)$, where BR is the bacterial respiration (e.g. the flux from BAC to NH_4), does not significantly vary and is close to 17% : it is very much constrained by the parameter ‘r’.

4.3.2. Net Community Production

The issue of the trophic status of the POMME area is important, as several studies done in the NE Atlantic Ocean have shown that the area could be either autotrophic or heterotrophic, depending on the season (Serret *et al.*, 1999 ; Gonzalez *et al.*, 2001). Moreover, the status of the surface layer has a crucial impact in terms of carbon fluxes (Le B. Williams, 1998). This issue is tackled by applying the approach followed in Maixandau *et al.* (2005) using the Net Communitary Production (NCP). This flux, integrated over 100m, is defined as the difference between primary production (PP) and heterotrophic respiration (RESP), which considers zooplankton and bacteria in terms of oxygen utilization or carbon dioxide production. Therefore, the algebraic sign of the flux allows to determine the trophic status of the area.

The calculation of the NCP from model outputs is not trivial because the observations are based on O_2 fluxes (variation of O_2 concentration under “light conditions”) . In the model, RESP is defined in terms of nitrogen as transfer from organic to inorganic matter.

Given in $\text{mmolO}_2/\text{m}^2/\text{day}$ (using C/N ratios and production and respiration quotients of respectively 1.2 and 1.7; Maixandean, 2004), NCP shows an ecosystem globally dominated by autotrophy (figure 7f). These results are globally consistent with those obtained by O_2 fluxes measurements (Maixandean *et al.*, 2005). Nevertheless, mostly during P2, the model tends to underestimate the NCP : this can be explained by large BP obtained with the simulations. Part of this discrepancy can also be explained by the changes in currency from N to O_2 .

4.3.3. Export fluxes

Export is divided into two independent processes. Particulate export flux is due to the sedimentation of living and detrital particles, and dissolved export flux is driven by surface accumulation of semi refractory organic matter during the spring and summer, which is transferred by winter mixing and vertical diffusion to deeper layers.

Detritus are expected to have a different fate depending on their size. Small detritus are almost completely remineralized or grazed before reaching 200m, supplying zooplankton and DOM compartments in the upper layer. On the other hand, large particles sink faster (with a velocity of 10m d^{-1}) and take part in export. Particulate export had been measured during the studied period both with mooring and drifting traps. These measurements had been corrected by trap efficiency using ^{230}Th information (Guieu *et al.*, 2005). Corrected data shows, in spite of a large range of variability, a maximum of sedimentation in April for the mooring traps whereas drifting traps suggest a maximum around May. Moreover, Goutx *et al.* (2005) suggest that observations by drifting traps are underestimated. The model predicts an annual particulate export of $12.0 \pm 2.8 \text{ gCm}^{-2}$ at 200m and $6.7 \pm 1.8 \text{ gCm}^{-2}$ at 400m whereas data predicts $5.1\text{gC}/\text{m}^2$ at 400m. The model

tends thus to overestimate the particulate export, although the data error can be large and could reach 50%. This result is consistent with the overestimation of zooplankton obtained with the numerical simulations (figure 8h), and by the significant biological activity during winter. Besides this drawback, seasonal variability of the simulated sedimentation appears in relatively good agreement with corrected trap measurements.

Due to the choice of the parameters (mineralisation rates and sedimentation velocities), the export flux is mostly due to large particles. Therefore, the export flux is directly linked to diatoms : either they aggregate when nutrient limitation gets strong, or they are grazed by mesozooplankton, which is the other source of large particles (mortality term). In fact, mesozooplankton consumes also nanoplankton (flagellates) and nanozooplankton. This last route is not very significant in the model, but allows a link between microbial loop and export production. The export flux tends to be associated with two major signals (figure 7g) : a first one at the beginning of the bloom (in January - February), and a second one, much larger, in April - May, at the end of the bloom. An analysis of the particulate sources shows that the first maximum is fed mostly by diatoms, whereas the second one is due to zooplankton mortality. This qualitative finding is in agreement with the drifting sediment trap data (Goutx *et al.*, 2005) : lipid observations emphasize the role of phytodetritus during the P1 cruise, whereas zooplankton material was rather common during P3. In this model, about 20% of the export flux is produced by diatoms : compared to data, this figure is certainly too low. Finally, e-ratio simulated (ratio between the export flux and the primary production) is in good agreement with data with values generally smaller than 10% (Guieu *et al.*, 2005).

Considering that on average the MLD never reaches 200m in the POMME area, we could not calculate dissolved export at this depth as for sedimentation : the only physical processes for this export is mediated in the model by vertical diffusion, which reaches very low levels below the Mixed Layer. In order to compare with estimation of TOC export realized by Fukuda-Sohrin and Sempere (2005), we calculated dissolved export at 80m. Between fall 2000 and 2001, the model describes a DOC export of $5.7 \pm 1.6 \text{ gCm}^{-2}$ while measurements indicate a value of 5.2 gCm^{-2} : the agreement is therefore very good.

5. Discussion

5.1. The regionalization of the POMME area in terms of production

5.1.1. The production regimes

The POMME area was chosen because it contains a significant winter MLD meridional gradient (Mémery *et al.*, 2005), which is supposed to delimit two distincts regions : the northern one should be characterized by a sub-polar regime, the bloom being mostly driven by light limitation, whereas the south part is more sub-tropical, e.g. the bloom is rather limited by nutrients, as the MLD is never very deep. In terms of MLD distribution, this partition has been in fact observed in the data (Reverdin *et al.*, 2005), and in the models (Paci *et al.*, 2005). Moreover, using satellite data, Lévy *et al.* (2005a) have shown that the POMME area can in fact be divided in two regions. North of 41°N , the ecosystem regime is actually sub-polar, with a large spring bloom occuring during the stratification of the mixed layer (light limitation). In Lévy's study (2005a), the south regime is nevertheless not strictly speaking sub-tropical : it is in fact intermediate between sub-polar and sub-tropical. It is characterized by a rather long bloom, starting at the beginning of winter, when the MLD becomes deeper (nutrient limitation), like in a regular sub-tropical regime,

and continuing during spring, like in a sub-polar regime. Since meridional variations are much larger than zonal (mesoscale) variations, with these twelve stations, it is possible to check whether the ecosystem functioning varies with latitude.

Associated with the south regime, station 3 shows a strong correlation between PP and NO_3 (figure 9a) : PP and surface chlorophyll increases on December, 15, when the MLD reaches 70m, e.g. nitrate concentrations gets higher : this is clearly the result of nutrient limitation. From January 15, although the mixed layer continues to deepen, nitrate concentrations (red curve) go back to very low values, while chlorophyll and PP remain at rather high levels : zooplankton grows on phytoplankton and generates NH_4 (yellow curve), which maintains production. After a transient and short decrease in the MLD, at the end of February, there is a deepening of the ML down to 150m, correlated with an increase of NO_3 , as well as of PP and surface chlorophyll. When the mixed layer retreats, PP declines while NO_3 goes back to low concentrations, and surface chlorophyll decreases as well, partly due to grazing : PP is then sustained by NH_4 . Therefore, at this southern station, biological activity is always stimulated by a simultaneous increase of the MLD and of nitrate : this is a clear signature of a regime driven by nutrient limitation, e.g. a sub-tropical regime. Station 10 (figure 9c) shows some significant differences. This station is characterized by a deep MLD (down to 300m) and much higher levels of nitrate. As was found further south, the first increase of PP and surface chlorophyll, which occurs at the end of December, is driven by the deepening of the mixed layer and the upward NO_3 input. Nevertheless, while the mixed layer deepens further, although the amount of nitrate is increased by a factor 2, PP almost stops by mid February : it is strongly limited by light. Consequently, chlorophyll and zooplankton decrease as

well. The spring bloom starts at the beginning of March, when the MLD decreases, and reaches its maximum at the beginning of April, when the mixed layer is shallow. In this case, the bloom onset is driven by light limitation, and the production regime is of sub-polar type. The impact of zooplankton in limiting phytoplankton concentrations and in producing NH_4 , e.g. enhancing regenerated production, is similar to what occurs at station 3. Located at 40.5°N , station 6 exhibits an intermediate behavior (figure 9b): the chlorophyll concentration increases steadily between the beginning of December and the beginning of March, without showing any clear decrease during the maximum MLD period. The quiet period during mid February, associated with a transient decrease of the MLD, induces a simultaneous increase in productivity and chlorophyll : ambient NO_3 concentrations are high enough to insure a bloom as soon as light is less limiting, contrary to station 3 at the same period, characterized by very low nitrate levels.

5.1.2. The meridional variability

Figure 10 shows the meridional variation of several annual global fluxes and stocks (black curves) : although the zonal variability is strong (mostly driven by meso scale patterns) and the north-south extension of the POMME area is only 6° of latitude, some meridional trend can be observed. As expected, the maximum MLD increases with latitude, along with the average winter nitrate concentration. Nevertheless, although stocks and fluxes tend to increase in the north, they are generally smaller at 44.5°N than at intermediate latitudes, like for phytoplankton stock (figure 10c) or export particulate flux (figure 10e). The increase in nitrate stock in winter with latitude is driven by the increase of the maximum MLD, but also by the modification of the background initial NO_3 profile. To better analyze the impact of the ML dynamics on the global fluxes, sensitivity experiments

were performed, where the same NO_3 profile was used in the initialization for all the stations. The blue (red) lines of figure 10 show the results when the runs start with the profile at 42.5°N (38.5°N). As the ML is deeper in winter in the north, the north - south gradient of nitrate concentrations in winter still remains. It is nevertheless smaller, which implies that the large scale variability of the background NO_3 profile amplifies the increase of initial winter nutrient loading of the water column. Figure 10 shows that, in spite of larger nitrate concentrations in the north, most of the stocks and fluxes do not exhibit any strong meridional variability when all the stations have the same background (initial) NO_3 profile : the gradient can even change sign, like for PP and export production. Through light limitation, the MLD during winter and spring partly controls nutrient uptake, e.g. PP : on average, this limitation increases with latitude, which explains partly the weak meridional variability of PP, even the small decrease with latitude. On contrary, the gradient of background NO_3 tends to stimulate the biological activity in the north. When both driving factors are considered, their opposite effect implies that larger fluxes and stocks are found at intermediate latitudes, around $41 - 42^\circ\text{N}$.

5.2. The winter conditions

The major drawback is associated with the relatively high level of regenerated production simulated at the beginning of 2001 (in February - March 2001), along with a tendency towards too low new production. This behavior is very robust and cannot be corrected efficiently with alternative choices of parameters. This period is characterized by a deep mixed layer, with a value larger than the euphotic layer depth, but generally smaller than twice this last one.

The associated regime is therefore limited by light, but the MLD is not deep enough to

entirely stop photosynthesis : many phytoplanktonic cells receive a substantial share of energy. Nevertheless, as they need to store and accumulate that energy, their history must be considered. This implies that averaging the PAR over the MLD could be inadequate : the Lagrangian history of the phytoplanktonic cells must be taken into account, as they can stay for quite a long time below the euphotic layer. As a matter of fact, Lévy *et al.* (1998) have shown that, at least in the Northwestern Mediterranean Sea, where the winter MLD can be very deep, the light limitation during the winter regime cannot be represented only with the average PAR in the ML. Based on Lagrangian calculations, an *ad hoc* parameterization has been developed following the work of André *et al.* (1990). This parameterization has also been successfully used in other studies, as for global ocean simulations (Aumont *et al.*, 2003).

A sensitivity study has been undertaken during this study (run MIX). The parameters of this new simulation are exactly identical to the STD run, but the production is now limited by an additional term (equation 35, 36, 37), which considers the relative values between the MLD and EZD, the euphotic zone depth (Lévy *et al.* (1998)). As expected, the PP decreases quite significantly during the winter (figure 12c). Nevertheless, although some tuning is possible, it was not possible to prevent the PP, and mostly NH_4 uptake (figure 12b), to be too small during winter. Moreover, the onset of the spring bloom takes place now too late compared to observations (figure 11c, d, e ; figure 12c), and the export production is also delayed (figure 12g), although now the model agrees better with the drifting traps. Finally, as globally the production is too small, although bacterial production is also smaller and more in agreement with the data (figure 12e), the autotrophic state of the ecosystem is much less pronounced (figure 12f).

Therefore, although several shortcomings could be modified, other major drawbacks appeared with this new parameterization. Several attempts were done by modifying the parameters associated with this new process, like \lim_{min} , in order to prevent a too low decrease of biological activity during winter. As soon as a condition linked to the ratio MLD/EZD is included, the bloom timing is forced to occur when this ratio gets close to 1 : it is therefore entirely dependent upon the MLD. On contrary, although the MLD plays also a major role when the average PAR is used, the production can be significant, even with mixed layer deeper than the euphotic zone. With the STD parameterization, production is too large during winter, whereas when the ‘Lagrangian’ parameterization (MIX simulation) is used, primary production is significantly too small during the same period. Other simulations have also been undertaken by applying the local Eulerian PAR, even in the ML, in the photosynthesis equation (not shown) : the qualitative behavior of this new model is quite close to the STD one. These sensitivity experiments tend to show that the processes associated with light limitation are not fully understood yet, mostly when the MLD is larger than the EZD, without being too deep (less than 2 times EZD). The same problems have already been encountered in simulations undertaken in the Equatorial regions, in the western basin, when the mixed layer is deeper than the euphotic layer (Johanna Ballé, personal communication).

6. Conclusion

In the framework of the POMME project, in order to improve our knowledge of the ecosystem functioning and of the major processes implied in the biogeochemical cycles, a new biogeochemical model has been developed. Its complex structure aims at representing as close as possible the trophic web observed during the cruises. It is based on nitrogen

but admits a simple silicium cycle. It has been coupled to a 1D vertical samples extracted from a 3D model forced by thoroughly calibrated surface fluxes. The model has been validated using the complete dataset harvested during the POMME cruises.

1D validation of the model in this area is tricky due to the variability both in space and in time (at various scales) of the bloom which suggests that the data collected is highly asynoptic (Lévy *et al.* ; 2005b, Mémery *et al.*, 2005). Nevertheless, although transient states during the bloom and meso scale features can clearly be seen in the POMME area, either with data (Reverdin *et al.*, 2005 ; Fernandez *et al.*, 2005a ; Maixandau *et al.*, 2005), or 3D models (Paci *et al.*, 2005 ; Lévy *et al.*, 2005b), the seasonal cycle and the species distribution are characterized by an intensity which is strong enough (Claustre *et al.*, 2005 ; Fernandez *et al.*, 2005b ; Leblanc *et al.*, 2005) to be able to simulate the evolution of an "average" biogeochemical system.

The model reproduces relatively well the evolution of the major stocks and fluxes during the study period (sept 2000-sept 2001). In agreement with data, the model shows that the POMME area is located at the boundaries between two distinct systems. One of them is characterized by a much larger impact of nutrient limitation in the south, whereas the north region is more regulated by light limitation : these limitations drive the seasonal cycle of production and export. Moreover, large cells (diatoms) are in larger proportion in the north, which implies, either directly by diatom sedimentation, or indirectly by large zooplankton loss terms, a increased particulate export.

This work has also shown that in regions where the mixed layer is neither very deep, nor very shallow, e.g. its depth is around 150 - 250 m, the parameterization of photosyn-

thesis and primary production can be problematic. As a matter of fact, when the MLD is much shallower than the euphotic zone, the phytoplanktonic cells always remain in the enlightened zone, and the growth is more limited by nutrients. When the MLD is much deeper, the light limitation is so strong that any crude parameterization stops photosynthesis. Between these two straightforward situations, as the cells need to capture enough energy and matter before being able to duplicate, their own history must in fact be taken into account. This raises the issue of Lagrangian representation in particles or cells in the ML. This issue has already been tackled by previous studies (André, 1990). Here, two different parameterizations have been used : one is quite commun and averages the PAR in the ML (Eulerian approach), the other one considers a parameterization based on statistical considerations about the time spent by cells in the enlightened layer in terms of the intensity of the mixing of the upper ocean. Neither simulation was successful. The failure of the Eulerian parameterization tends to show that the Lagrangian behaviour of the cells should be considered. The failure of the second approach could mean that a parameterization established for the North Western Mediterranean Sea is not suited for other oceanic regions. This statement, along with the crucial issue of co-limitation (light vs nutrient, Michaelis-Menten vs. Droop, Liebig's law vs. multiplicative law) and of high variability of the ML depth (diurnal cycle) during spring stratification, shows that some basic processes are not still understood, e.g. well represented in models.

With all these reserves, a model, with a rather high degree of complexity, has nevertheless been validated against a complete dataset in the POMME area. The main objectives of the POMME program is to understand the processes driving the biogeochemical characteristics and the tracer distributions of the subducted subtropical Mode Waters of the

North East Atlantic Ocean, waters which feed the upper thermocline of the sub tropical gyre. In order to achieve that goal, the modelling approach is a very powerful tool. Therefore, the next step will be to couple the carbon and oxygen cycles and to introduce these models into 3D circulation models with different physics in order to quantify the impact of different scales : these studies make part of the synthesis phase of the POMME program and are in progress.

Acknowledgments. This work takes place in the POMME program. This experiment has been carried by a large scientific community. We are grateful to the whole POMME community for providing data and answering our numerous questions. This study was supported by the French research program PROOF (CNRS/INSU).

References

- Aldredge, A.L. and Jackson G.A.,(1995),Aggregation in marine systems, *Deep Sea Research II*,42,1,1-7,
- Andersen, V., S. Tsarin, V. Skryabin, F. Lombard, D. Althukov, A. Gubanova, and M. Picheral (2006), Seasonal variations of zooplankton in the North-East Atlantic. 1. Abundance, species composition and diversity, *J. Plankton Res.*, submitted
- Andre, J-M, (1990), Tldtection spatiale de la couleur de la mer: algorithme d'inversion des mesures du Coastal Zone Color Scanner, Application l'tude de la Mditerrane occidentale, *Universite Paris 6*
- Aumont, O., E. Maier-Reimer, S. Blain, and P. Monfray (2003), An ecosystem model of the global ocean including Fe, Si, P colimitations, *Global Biogeochem. Cycles*, 17, 1060, doi:10.1029/2001GB001745

- Caniaux, G., S. Belamari, A. Brut, H. Giordani, A. Paci, L. Prieur, and G. Reverdin (2005b), A 1 year sea-surface heat budget in the North Eastern Atlantic basin during the POMME experiment. Part II: Flux optimization, *J. Geophys. Res.*, *110*, C07S03, doi : 10.1029/2004JC002695
- Caniaux, G., A. Brut, D. Bourras, H. Giordani, A. Paci, L. Prieur, and G. Reverdin (2005b), A 1 year sea-surface heat budget in the North Eastern Atlantic basin during the POMME experiment. Part I: Flux estimates, *J. Geophys. Res.*, *110*, C07S02, doi : 10.1029/2004JC002596
- Claustre, H., M. Babin, D. Merien, J. Ras, L. Prieur, S. Dallot, O. Prasil, H. Dousova, and T. Moutin (2005), Towards a taxon-specific parameterization of bio-optical models of primary production: a case study in the North Atlantic, *J. Geophys. Res.*, *110*, C07S12, doi : 10.1029/2004JC002634
- Cloern, J.E., Grenz, C. and Vidergas-Lucas, L. (1995), An empirical model of the phytoplankton chlorophyll:carbon ratio, the conversion factor between productivity and growth rate, *Limnology and Oceanography*, *40*, 7, 1313-1321
- Dam, H.G., Miller, C.A. and Jonasdottir, S.H. (1993), The trophic role of mesozooplankton at 47N,20W during the North Atlantic Bloom Experiment, *Deep Sea Research II*, *40*, 1/2, 197-212
- Denman, K.L., (2003), Modelling planktonic ecosystems: parameterizing complexity, *Progress in Oceanography*, *57*, 429-452
- Doney, S., D. M. Glover, and R. G. Najjar (1996), A new coupled one dimensional biological - physical model for the upper ocean : applications to the JGOFS Bermuda Atlantic Time series Study (BATS) site, *Deep-Sea Res. II*, *43*, 591-624

- Drange, H.(1994),An isopycnic coordinate carbon cycle model for the North Atlantic and the possibility of disposing of fossil fuel Co₂ in the ocean, *University of Bergen*
- Ducklow, H.W., The bacterial component of the oceanic euphotic zone, *Microbial Ecology*, 30,1-10
- Dugdale, R.C. and Goering ,J.J., (1967), Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity, *Limnology and Oceanography*, 12, 196-206
- Eppley, R.W., (1972), Temperature and phytoplankton growth in the sea, *Fishery Bull.*, 70, 1063-1085
- Fasham, M. J. R., H. W. Ducklow, and S. M. McKelvie (1990), A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer, *J. Mar. Res.*, 48, 591-639
- Fernandez, C. I., P. Raimbault, G. Caniaux, N. Garcia, and P. Rimmelin (2005a), Influence of mesoscale eddies on nitrate distribution during the POMME experiment, *J. Mar. Res.*
- Fernandez, C. I., P. Raimbault, N. Garcia, N., P. Rimmelin, and G. Caniaux (2005b), An estimate of annual new production and carbon fluxes in the northeast Atlantic Ocean during 2001, *J. Geophys. Res.*, 110, C07S13, doi : 10.1029/2004JC002616
- Flynn, K. J., and V. Martin Jézéquel (2000), Modelling Si-N-limited growth of diatoms, *J. Plank. Res.*, 22, 447-472
- Foujols, M-A. and Lévy,M. and Aumont, O. and Madec, G., (2000), OPA 8.1 Tracer Model Reference Manual, Institut Pierre Simon Laplace
- Fukuda-Sohrin, R. and Sempéré, R. (Submitted),Seasonal distribution of DOC in the NE Atlantic, *Journal of Geophysical Research*

- Garside, C., and J. C. Garside (1993), The "f-ratio" on 20W during the North Atlantic Bloom Experiment, *Deep-Sea Res. II*, 40, 75–90
- Giordani, H., G. Caniaux, and L. Prieur (2005), A simplified 3D oceanic model assimilating geostrophic currents : Application to the POMME experiment, *J. Phys. Oceanogr.*, 35, 628–644
- González, N. and Anadón, R. and Mouriño, B. and Fernández, E. and Sinha, B. and Escánez, J. and de Armas, D., (2001), The metabolic balance of the planktonic community in the North Atlantic Subtropical Gyre : the role of mesoscale instabilities, *Limnology and Oceanography*, 46, 946-952
- Goutx, M., C. Guigue, N. Leblond, A. Desnues, A. Dufour, D. Aritio, and C. Guieu (2005), Particle flux in the North-East Atlantic Ocean during the POMME experiment (2001): results from mass, carbon, nitrogen and lipid biomarkers from the drifting sediment traps (2005), *J. Geophys. Res.*, 110, C07S20, doi : 10.1029/2004JC002749
- Guieu, C., M. Roy-Barman, N. Leblond, C. Jeandel, M. Souhaut, B. Le Cann, A. Dufour, and C. Bournot (2005), Vertical particle flux in the North-East Atlantic Ocean (POMME experiment), *J. Geophys. Res.*, 110, C07S18, doi : 10.1029/2004JC002672
- Harrison, W.G., Harrison, L.R. and Irwin, B.D. (1996), The kinetics of nitrogen utilization in the oceanic mixed layer. Nitrates and Ammonium interactions at nanomolar concentrations, *Limnology and Oceanography*, 41, 16-32
- Karayanni, H. (2004), Rôle des nanoflagellés hétérotrophes et des ciliés dans la régulation du pico et nanoplancton photosynthétiques et des bactéries en Atlantique NE et le recyclage de la matière organique, *PhD Thesis*, Univ. Méditerranée - Aix - Marseille II, France

- Karayanni, H., U. Christaki, F. Van Wambeke, M. Denis, and T. Moutin (2005), Influence of ciliate protozoa and heterotrophic nanoflagellates on the fate of primary production in the NE Atlantic Ocean, *J. Geophys. Res.*, *110*, C07S15, doi : 10.1029/2004JC002602
- Le B. Williams, P. J. (1998), The balance of plankton respiration and photosynthesis in the open oceans, *Nature*, *394*, 55–57
- Leblanc, K., A. Leynaert, C. Fernandez, P. Rimmelin, T. Moutin, P. Raimbault, J. Ras, and B. Queguiner (2005), A seasonal study of diatom dynamics in the north Atlantic during the POMME experiment (2001) : evidence for Si limitation of the spring bloom, *J. Geophys. Res.*, *110*, C07S14, doi : 10.1029/2004JC002621
- Lévy, M., L. Mémery, and J.-M. André (1998), Simulation of primary production and export fluxes in the Northwestern Mediterranean Sea, *J. Mar. Res.*, *56*, 197–238
- Lévy, M., Y. Lehahn, J.-M. André, L. Mémery, H. Loisel, and E. Heifetz (2005a), Production regimes in the northeast Atlantic: a study based on Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor (SeaWiFS) chlorophyll and ocean general circulation model mixed layer depth, *J. Geophys. Res.*, *110*, C07S10, doi : 10.1029/2004JC002771
- Lévy, M., M. Gavart, L. Mémery, G. Caniaux, and A. Paci (2005b), A four-dimensional mesoscale map of the spring bloom in the northeast Atlantic (POMME experiment) : results of a prognostic model, *J. Geophys. Res.*, *110*, C07S21, doi : 10.1029/2004JC002588
- Mac Cartney, M. S., and L. D. Talley (1982), The subpolar Mode Water of the North Atlantic ocean, *J. Phys. Oceanogr.*, *12*, 1169–1188
- Maixandeau, A. (2004), La pompe biologique: fonctionnement de la communauté microbienne et relation avec le contexte hydrodynamique, *PhD Thesis*, Univ. Méditerranée - Aix - Marseille II, France

- Maixandeu, A., D. Lefèvre, C. I. Fernandez, R. Sempéré, R. Sohrin, J. Ras, F. Van Wambeke, G. Caniaux, and B. Quéguiner (2005a), Mesoscale and seasonal variability of surface community production and surface respiration in the NE Atlantic Ocean, *Deep Sea Res. I*, in press
- Maixandeu, A., D. Lefèvre, H. Karayanni, U. Christaki, F. Van Wambeke, M. Thyssen, M. Denis, C. I. Fernandez, J. Uitz, K. Leblanc, and B. Quéguiner (2005b), Microbial community production, respiration and structure of the microbial food web of an ecosystem in the northeastern Atlantic Ocean, *J. Geophys. Res.*, *110*, C07S17, doi : 10.1029/2004JC002694
- Mémery, L., G. Reverdin, J. Paillet, J., and A. Oschlies (2005), Introduction to the special section : Thermocline ventilation and biogeochemical tracer distributions in the North-East Atlantic Ocean : impact of meso-scale dynamics, *J. Geophys. Res.*, *110*, C07S01, doi : 10.1029/2005JC002976
- Morel, A. (1991), Light and marine photosynthesis : a spectral model with geochemical and climatological implications, *Prog. Oceanogr.*, *26*, 263–306
- Nelson, D. M. and Tréguer, P. and Brzezinski, M.A. and Leynaert, A. and Quéguiner, B., (1995), Production and dissolution of biogenic silica in the ocean: revised global estimates, comparison with regional data and relationship to biogenic sedimentation, *Global Biogeochemical Cycles*, *9*, 359-372
- Olivier, F. (2001), Etude de l'activité biologique et de la circulation dans un jet géostrophique : le front Almeria-Oran, *PhD Thesis*, Univ. Pierre et Marie Curie, Paris, France

- Paci, A., G. Caniaux, M. Gavart, G. Giordani, M. Lévy, L. Prieur, and G. Reverdin (2005), A high resolution simulation of the ocean during the POMME experiment : Simulation results and comparisons with observations, *J. Geophys. Res.*, *110*, C07S09, doi : 10.1029/2004JC002712
- Paillet, J., and M. Arhan (1996), Shallow pycnoclines and Mode Waters subduction in the Eastern North Atlantic, *J. Phys. Oceanog.*, *26*, 96–114
- Reverdin, G., M. Assenbaum, and L. Prieur (2005), Eastern North Atlantic Mode Waters during POMME (September 2000-2001), *J. Geophys. Res.*, *110*, C07S04, doi : 10.1029/2004JC002613
- Schnetzer, A. and Steinberg, D.K. (2002), Natural diets of vertically migrating zooplankton in the Sargasso Sea., *Marine Biology*, *141*, 89-99
- Serret, P., E. Fernandez, J. A. Sostres, and R. Anadon (1999), Seasonal compensation of microbial production and respiration in a temperate sea, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, *187*, 43–57
- Sherr, E.B. and Sherr, B.F. (2002), Significant of predation by protists in aquatic microbial food webs, *Antonie Van Leeuwenhoek International Journal of General and Molecular Microbiology*, *81*, 293-308
- Spall, S.A (1997), The impact of mesoscale jetactivity on plankton heterogeneity and primary production: a numerical modelling study, *University of Southampton*
- Thyssen, M., D. Lefèvre, G. Caniaux, J. Ras, C. I. Fernandez, and M. Denis (2006), Spatial distribution of heterotrophic bacteria in the North-East Atlantic (POMME study area in Spring 2001), *J. Geophys. Res.*, submitted

- Van Wambeke, F., D. Lefèvre, U. Christaki, R. Fukuda, M. Goutx, C. Guigue, H. Karayanni, H. G. Mével, J. Ruitz, and R. Sempéré (2006), Bacterial dynamics in North-East Atlantic : dilution cultures and bacterial growth efficiencies, *Limnol. Oceanog.*, submitted
- Verity, P.G. (1991), Measurement and simulation of prey uptake by marine planktonic ciliates fed plastidic and aplastidic nanoplankton, *Limnology and Oceanography*, *36*, 729-750
- Ward, B. B., K. A. Kilpatrick, E. H. Renger, and R. W. Eppley (1989), Biological nitrogen cycling in the nitracline, *Limnol. Oceanog.*, *34*, 493–513

2.3 Cycle annuel du fonctionnement de l'écosystème planctonique au sein du domaine POMME

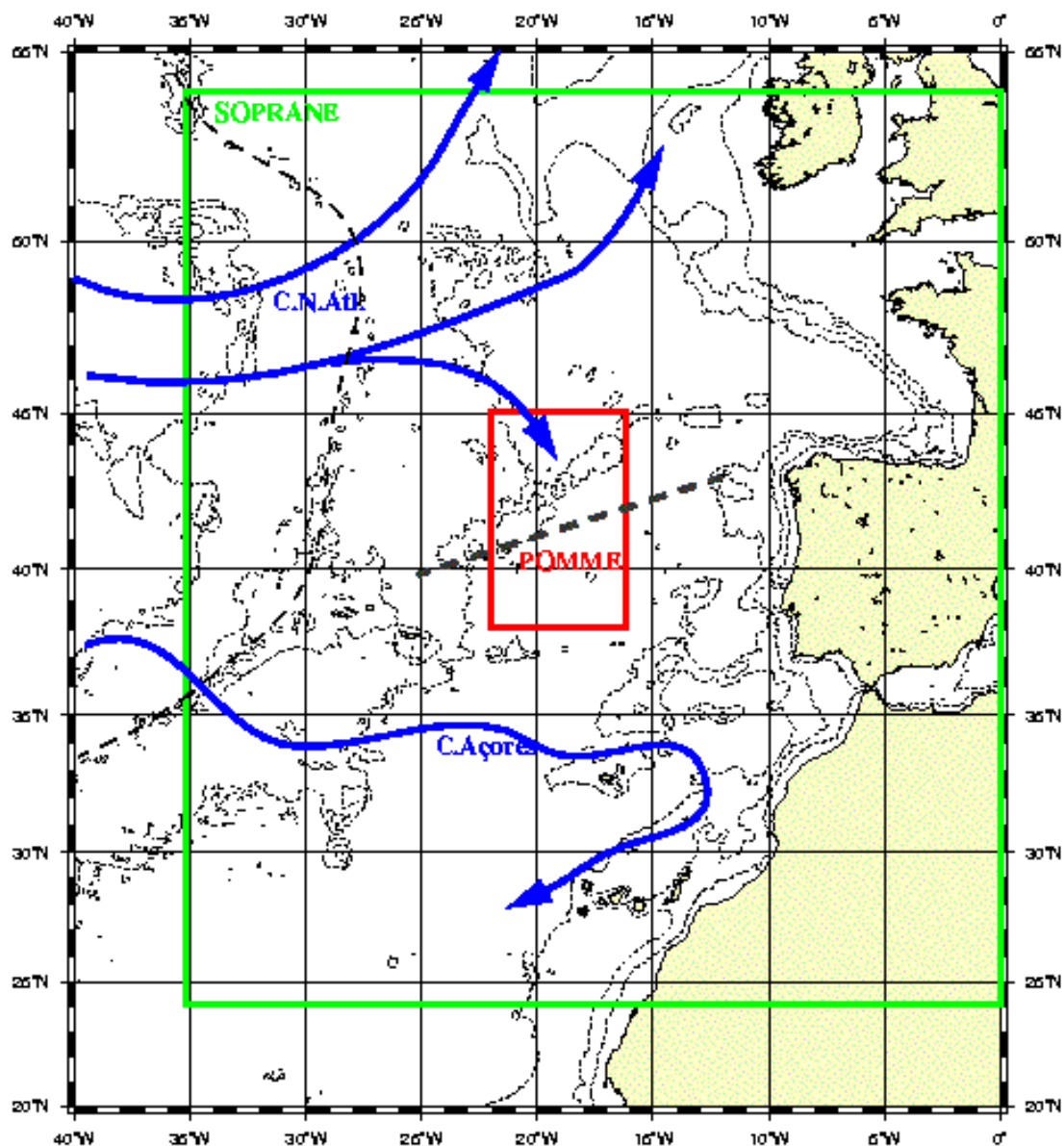


Figure 1. POMME study area

white squares: area of POMME surveys and Region simulated by the SOPRANE model,
dashed line= mixed layer depth discontinuity

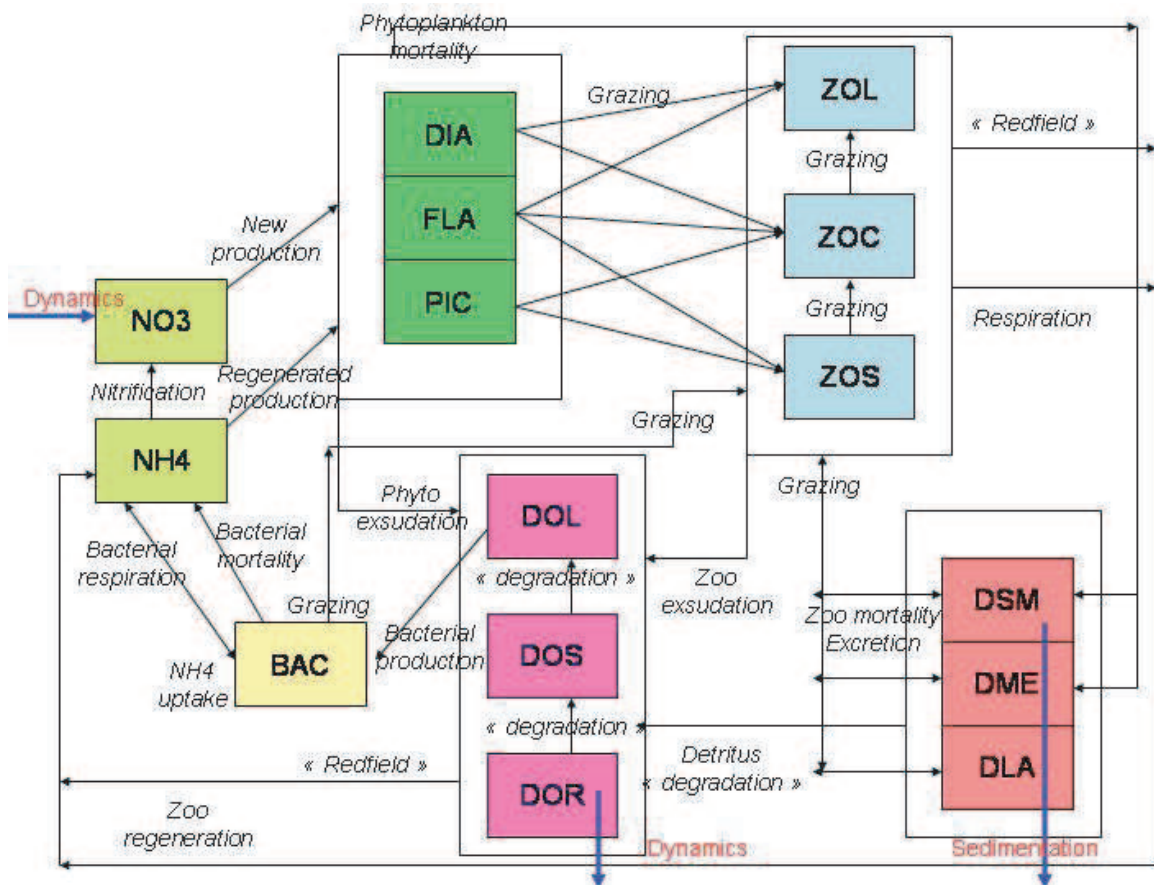


Figure 2. Conceptual scheme of the biological model

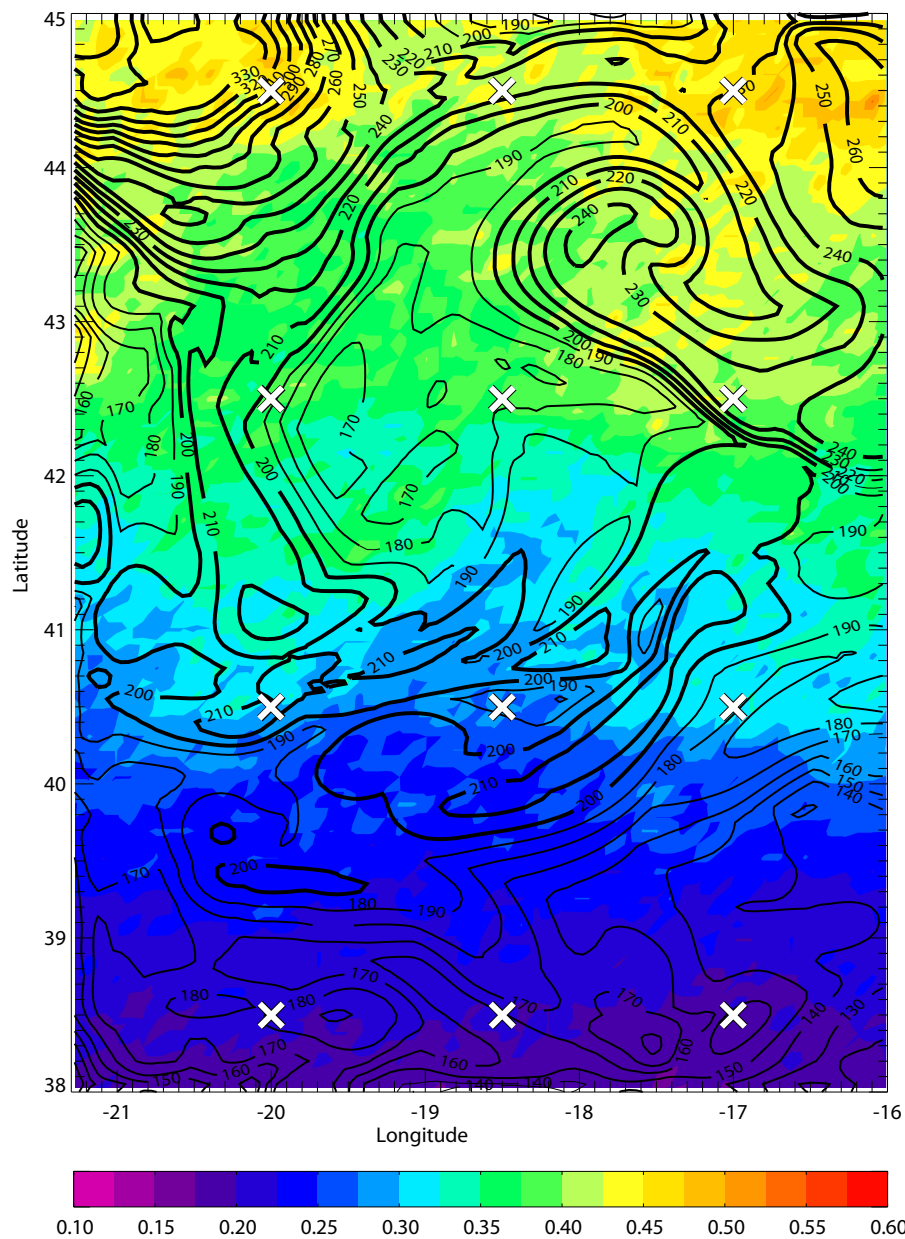


Figure 3. Surface Chlorophyll distribution : Seawifs average between 1998 and 2002.

Black lines : Maximum MLD during in 2001 obtained with the model developed in Giordani *et al*, 2005

White crosses : position of the twelve 1D stations simulated

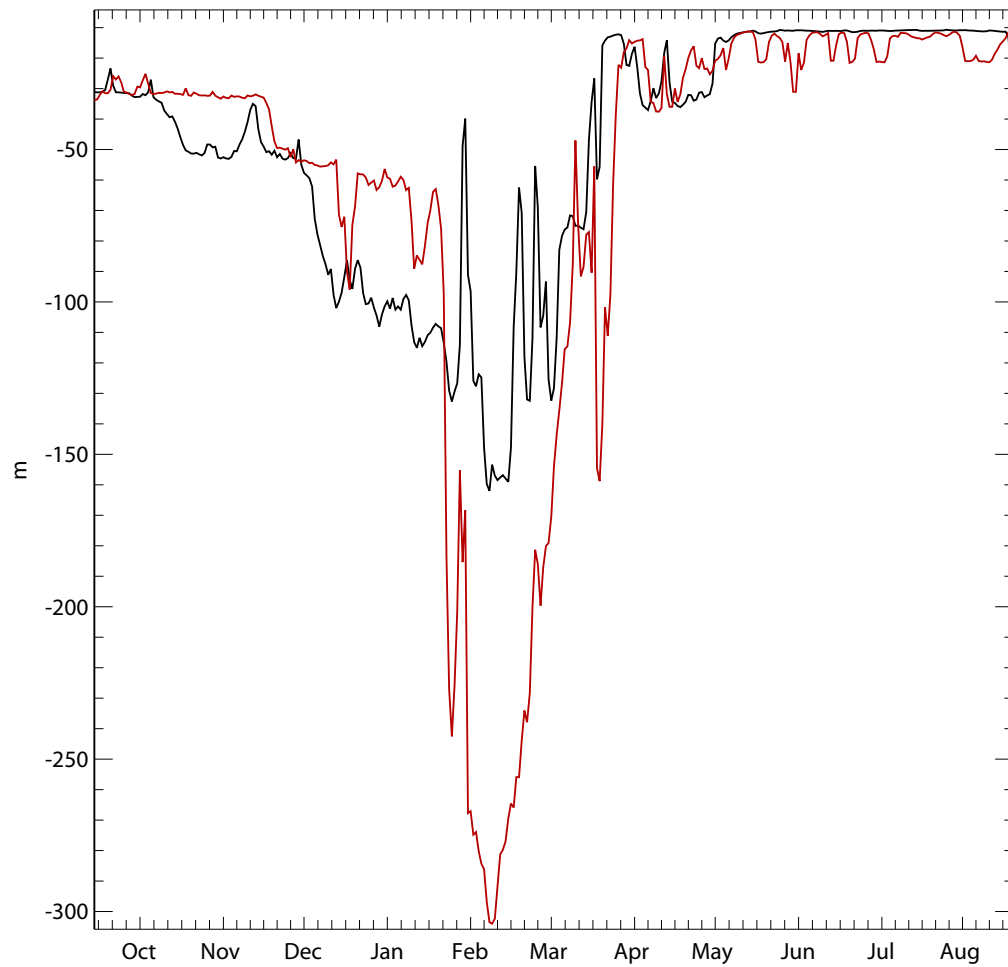


Figure 4. Annual variation of Mixed Layer Depth.

Black : Station 3 (17.0°W , 38.5°N) ; Red : Station 10 (20°W , 44.5°N)

2.3 Cycle annuel du fonctionnement de l'écosystème planctonique au sein du domaine POMME

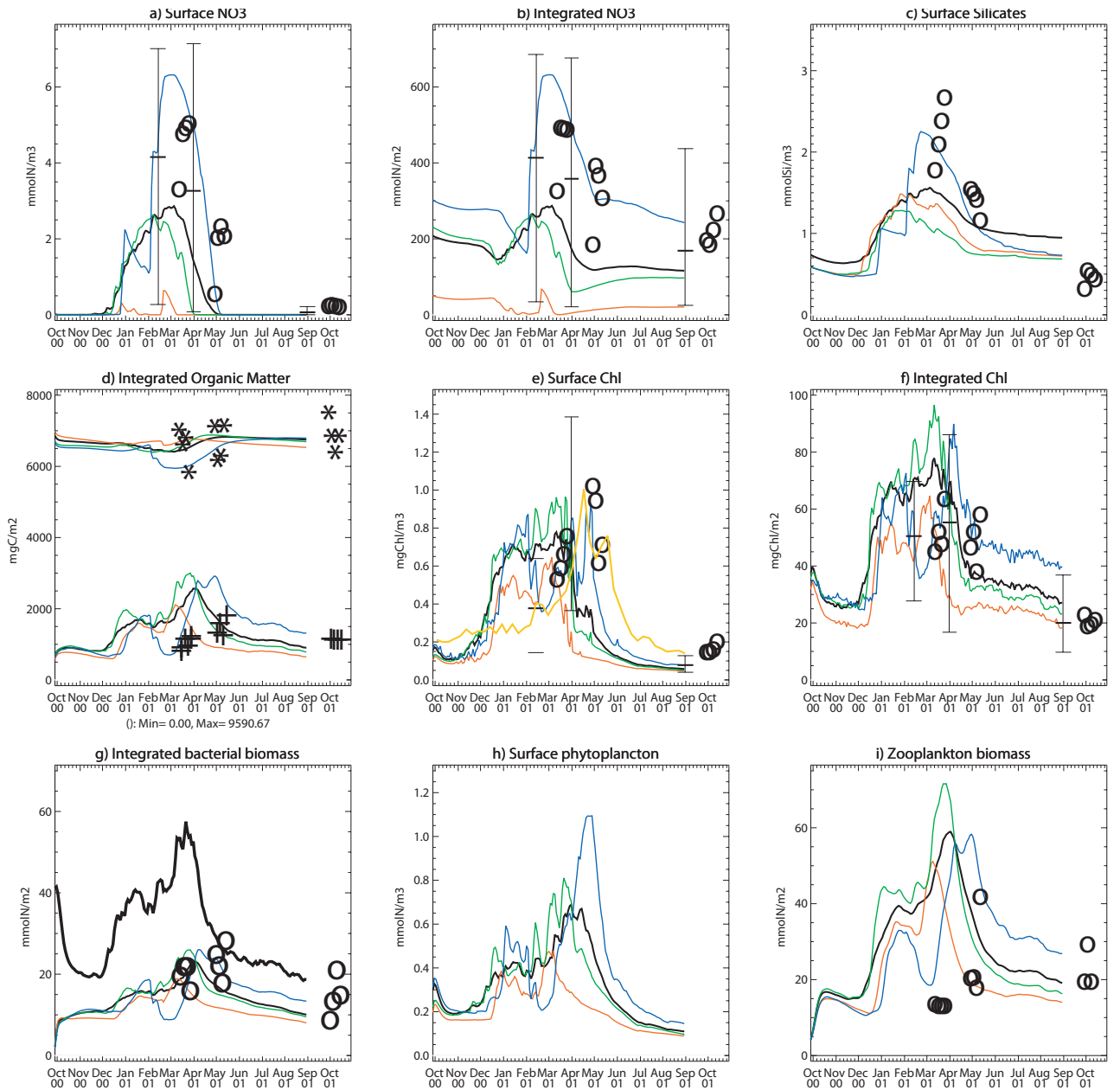


Figure 5. Annual variation of nutrients and biomass.

Black thick : twelve stations average. Red : Station 3 (17.0°W, 38.5°N) ; Green : Station 6 (17°W, 40.5°N) ; Blue : Station 10 (20°W, 44.5°N); O = Leg 2 data, horizontal bars = Leg 1 data.

a) Surface NO₃, b) Integrated NO₃ over 100 m , c) Surface Silicate, d) Integrated particulate (+) and dissolved (*) organic matter over 100m , e) Surface Chlorophyll (yellow = Seawifs data), f) Integrated Chlorophyll over 100m, g) Integrated bacterial biomass over 100m (thick line : Phytoplankton), h) Surface phytoplanktonic biomass, i) Surface zooplanktonic biomass

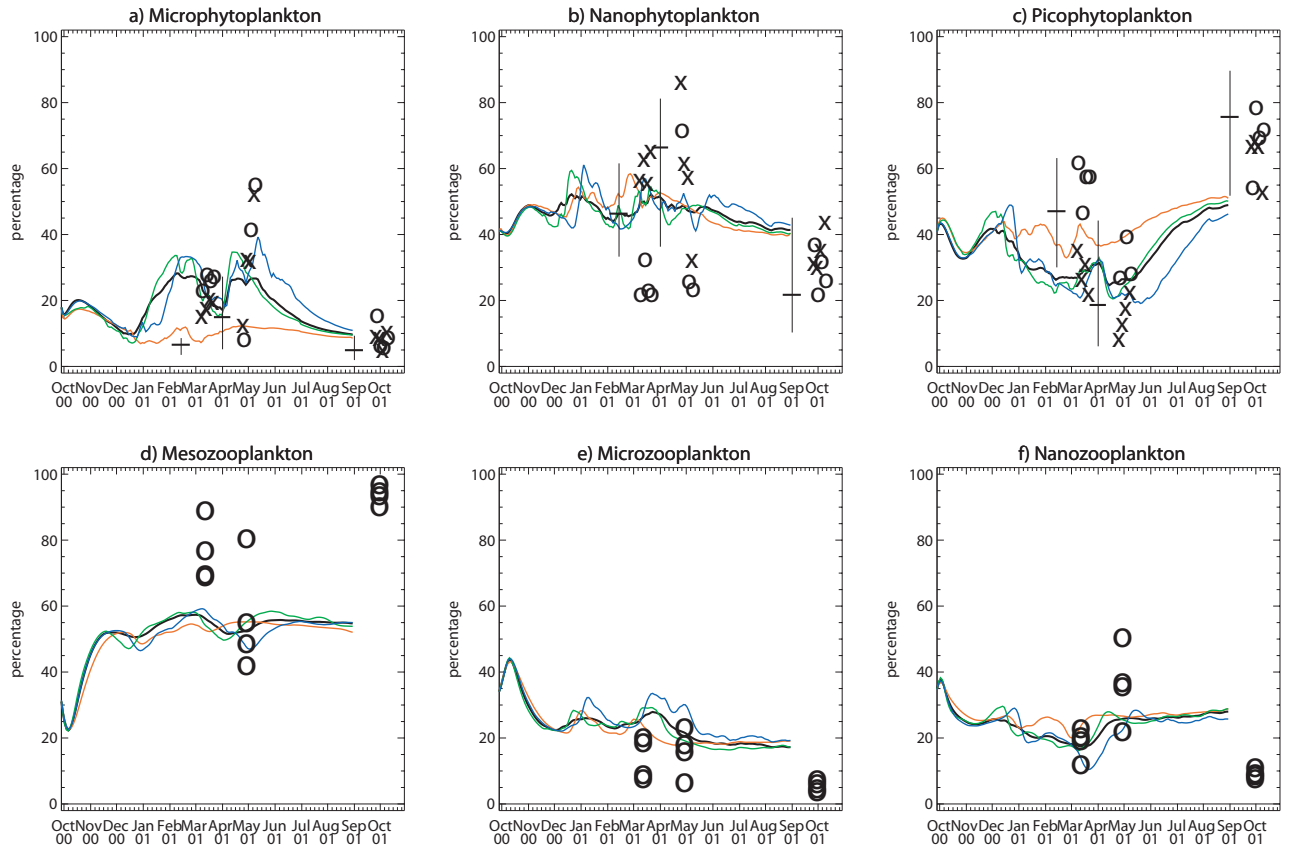


Figure 6. Annual variation of relative contribution of the three phytoplankton classes in surface total chlorophyll and the three zooplankton classes in zooplankton total biomass (in percentage).

For legend see figure 5. a) Proportion of microphytoplankton, b) Proportion of nanophytoplankton, c) Proportion of picophytoplankton, O = size fractionated data ; X = HPLC estimates d) Proportion of mesozooplankton, e) Proportion of microzooplankton, f) Proportion of nanozooplankton

2.3 Cycle annuel du fonctionnement de l'écosystème planctonique au sein du domaine POMME

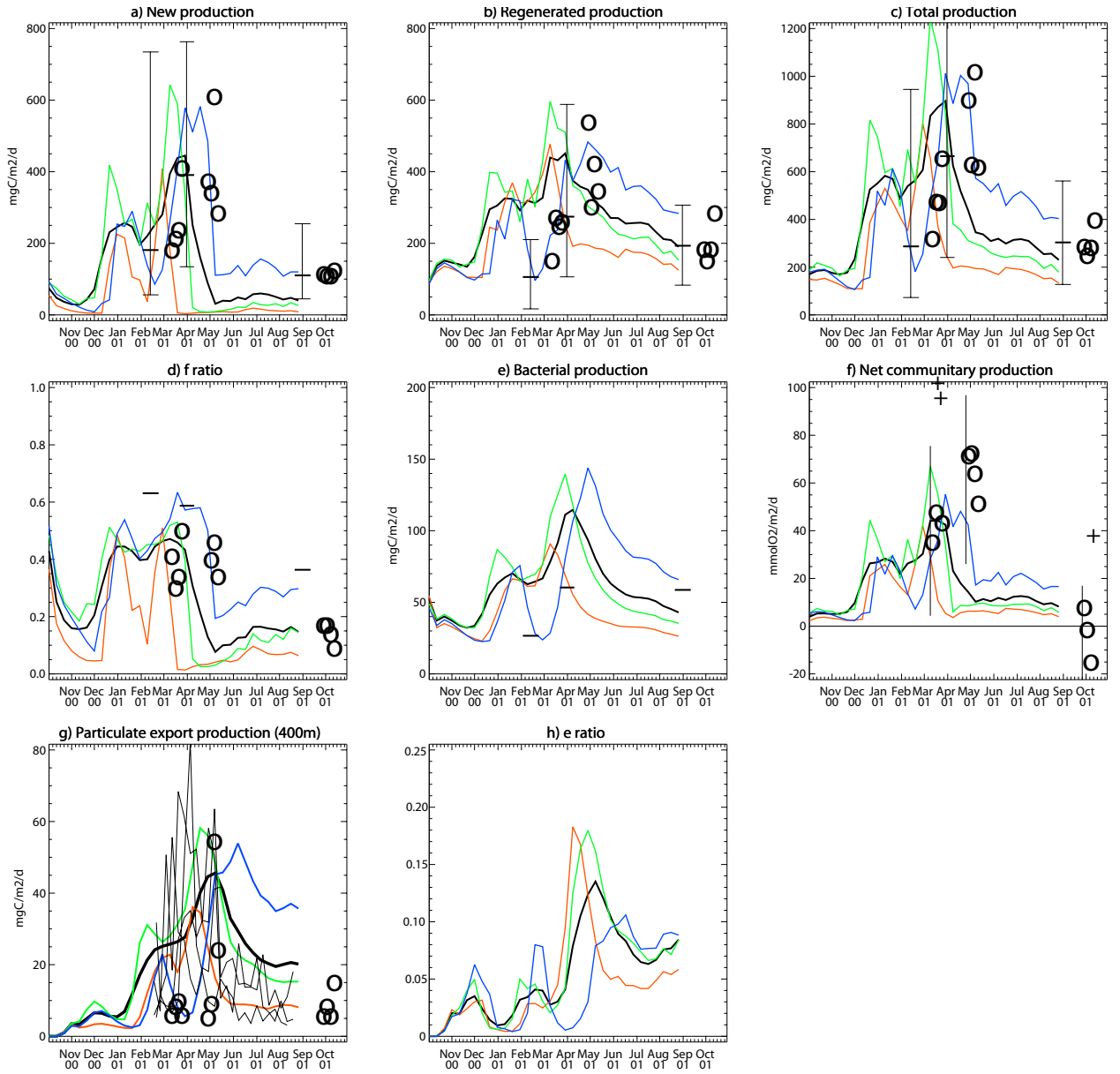


Figure 7. Annual variation of the major biogeochemical fluxes.

For legend see figure 5. a) New production, b) Regenerated production, c) Total production, d) f-ratio, e) Bacterial production, f) Net community production, g) Sedimentation flux (O : data from drifting moorings launched during the L2 of the cruises ; thin line : data from Eulerian sediment traps), h) e ratio = export/production

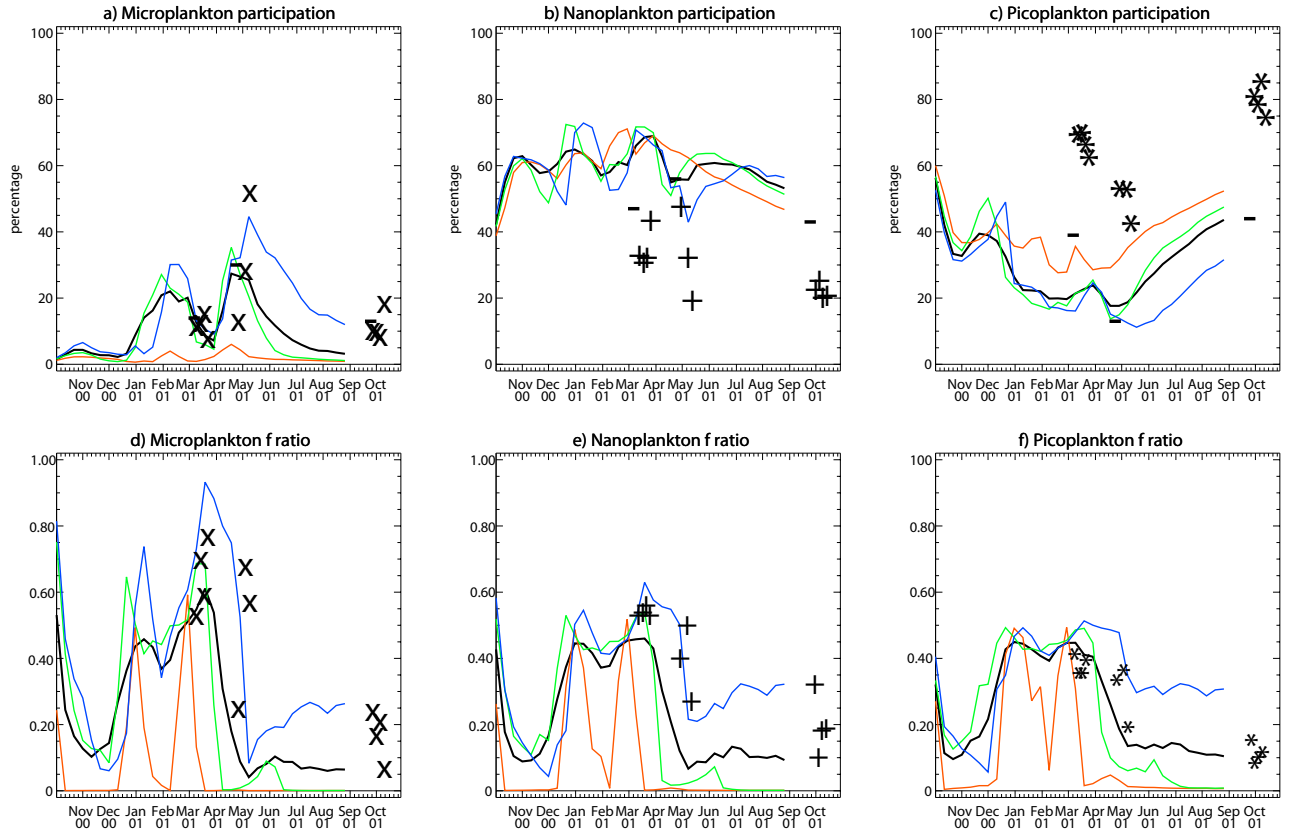


Figure 8. Annual variation of the relative contribution of the different phytoplankton classes to primary production.

For legend see figure 5. a) microplankton, b) nanoplankton, c) picoplankton participation to total N uptake; f-ratio (New production / Total production) for d) microplankton, e) nanoplankton, f) picoplankton.

2.3 Cycle annuel du fonctionnement de l'écosystème planctonique au sein du domaine POMME

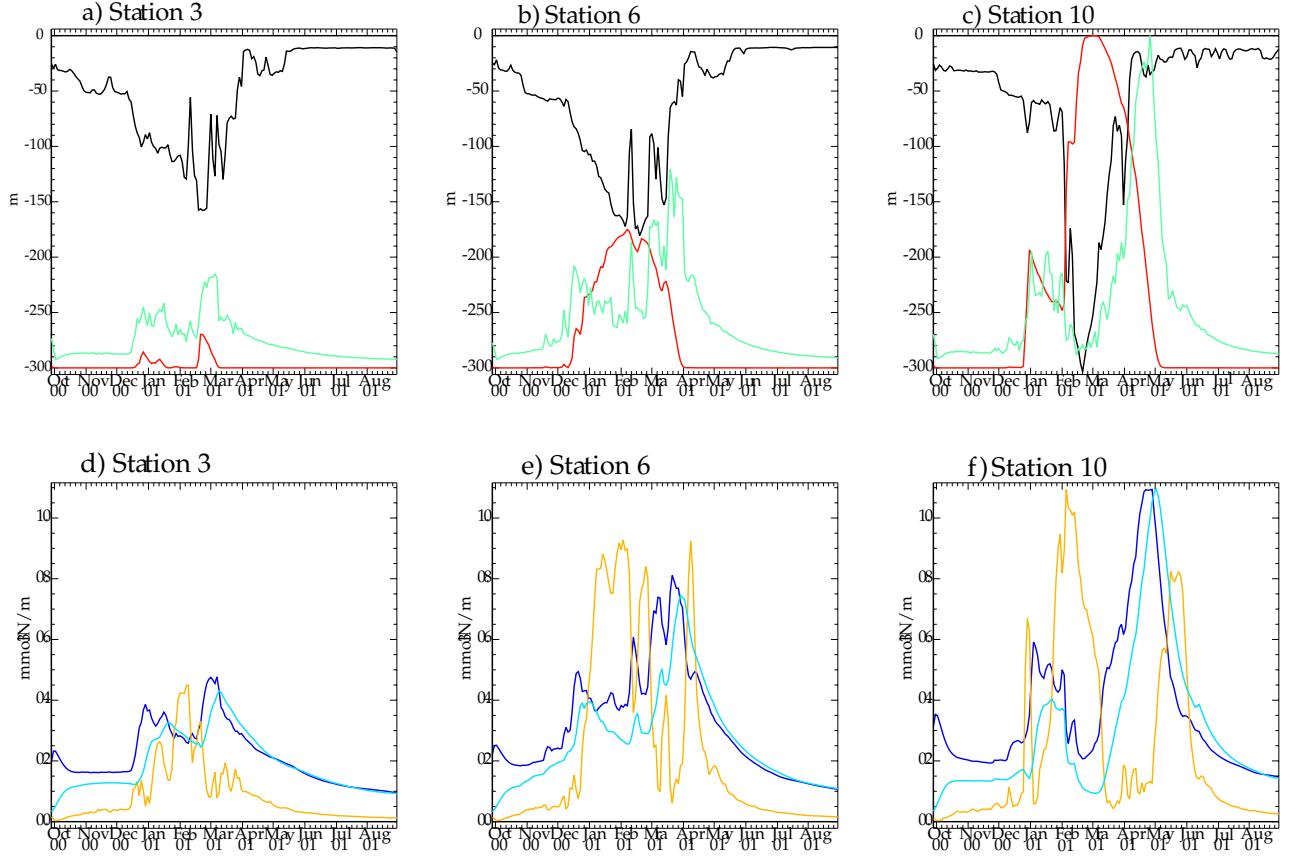


Figure 9. a, d : Station 3 (17.0°W, 38.5°N) ; b, e : Station 6 (17°W, 40.5°N) ; c, f : Station 10 (20°W, 44.5°N)

Annual evolution of mixed layer depth (black), NO₃ (red), primary production (green), NH₄ (orange), phytoplankton biomass (dark blue), zooplankton biomass (light blue)

The y axis represents the absolute MLD in m (upper), phytoplankton biomass in mmolN m^{-3} (lower). Each other parameter is normalized in terms of the maximum value obtained with the three runs considered

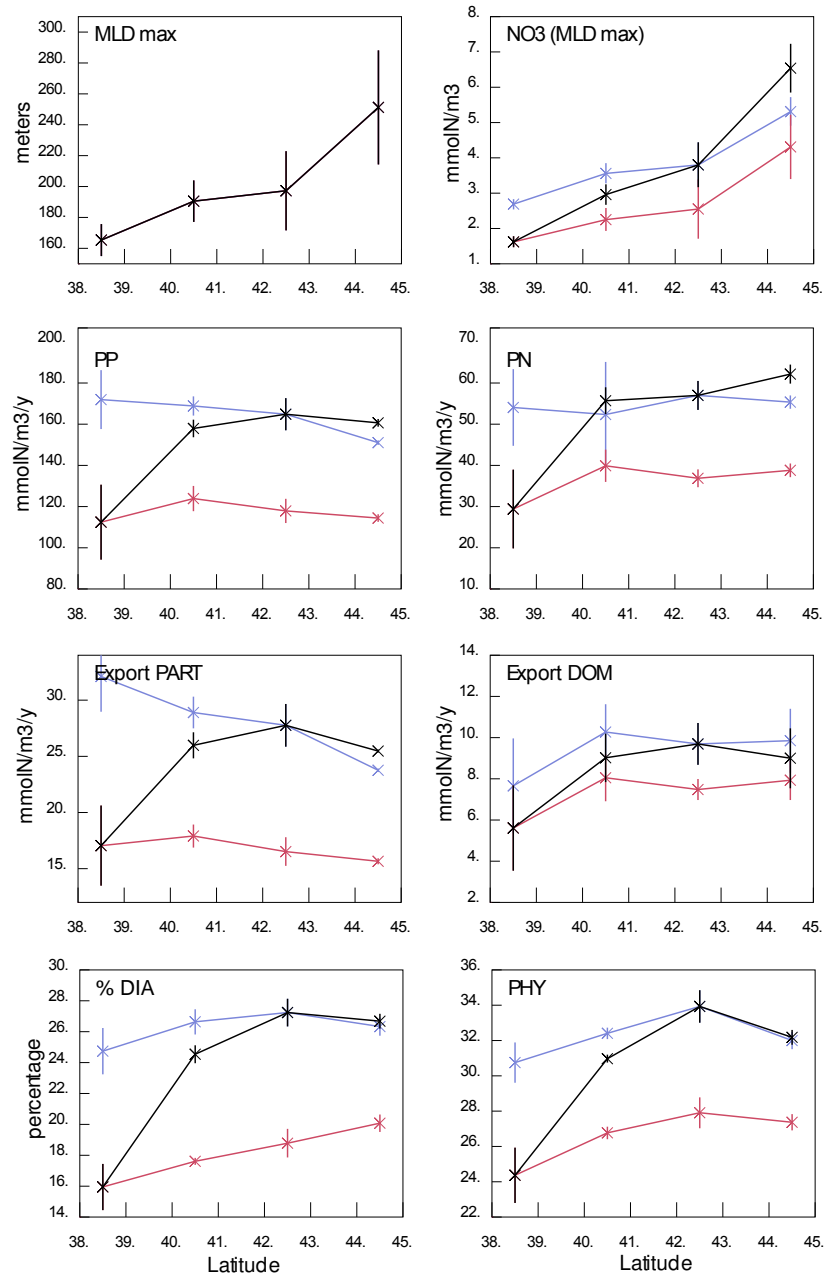


Figure 10. Meridional variations of a) Maximum MLD, b) Average NO₃ concentration in the maximum MLD, c) Annual Primary Production, d) Annual New Production, e) Particle Export, f) DOM Export, g) Proportion of diatom vs. total phytoplankton biomass, h) Annual Integrated Phytoplankton Biomass (0-100m). The vertical bars represent the standard deviation of the zonal average done on the three stations simulated at each latitude. Initial NO₃ profiles : black = local profile ; red = 38.5°N profile ; blue = 42.5°N profile

2.3 Cycle annuel du fonctionnement de l'écosystème planctonique au sein du domaine POMME

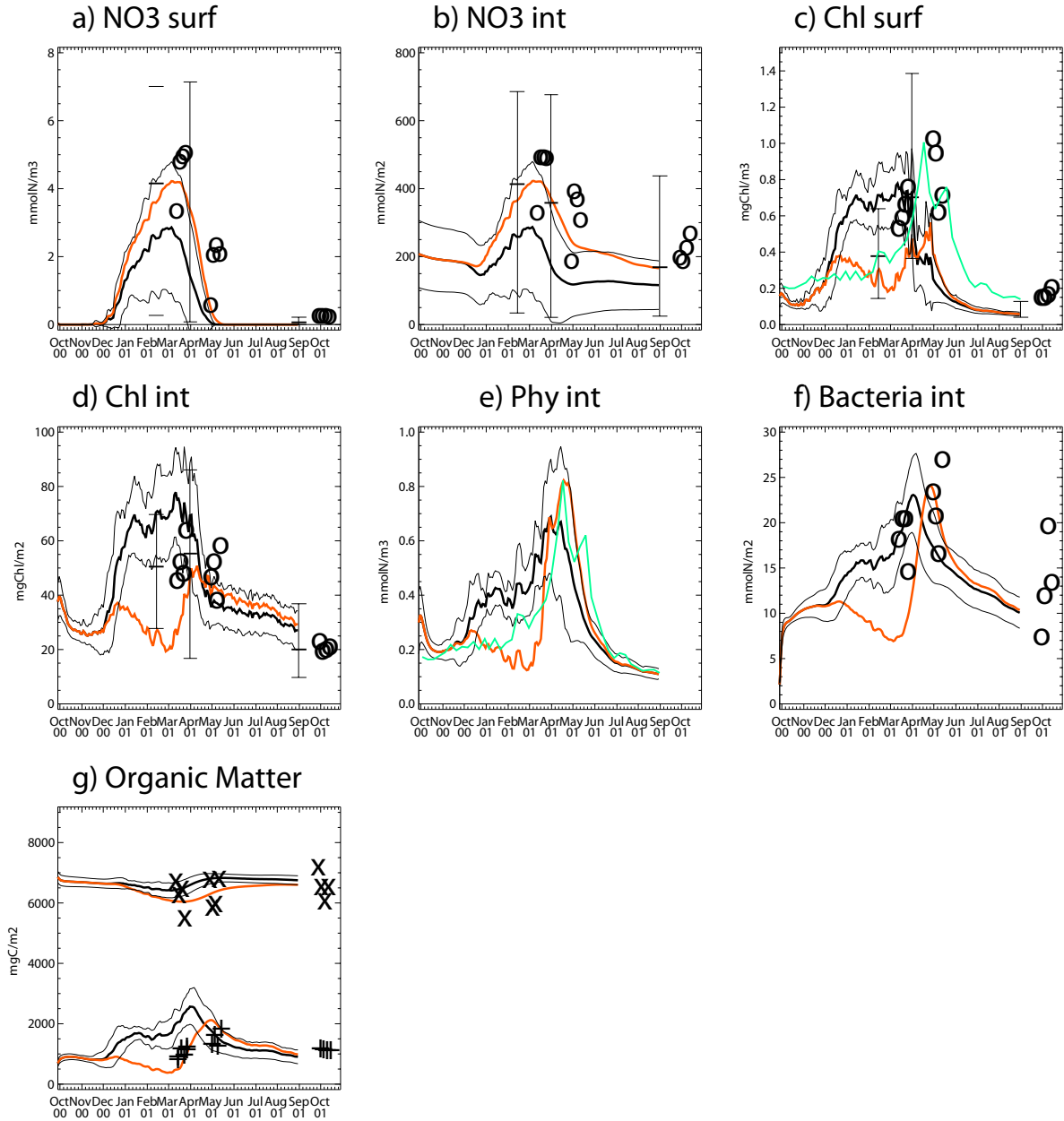


Figure 11. Comparisons between the simulations STD and the simulations MIX, using a new parameterisation for light limitation in winter, when the mixed layer is deep (equations 35-37), for nutrients and biomass. Black : average STD runs ; thick : twelve stations average ; thin : average \pm standard deviation Orange : average MIX runs. O = Leg 2 data; Horizontal bars = Leg 1 data.

a) Surface NO₃, b) Integrated NO₃, c) Surface Chlorophyll *a* : Green = Seawifs data, d) Integrated Chlorophyll *a*, e) Integrated phytoplankton biomass : Green = Normalized Seawifs data,

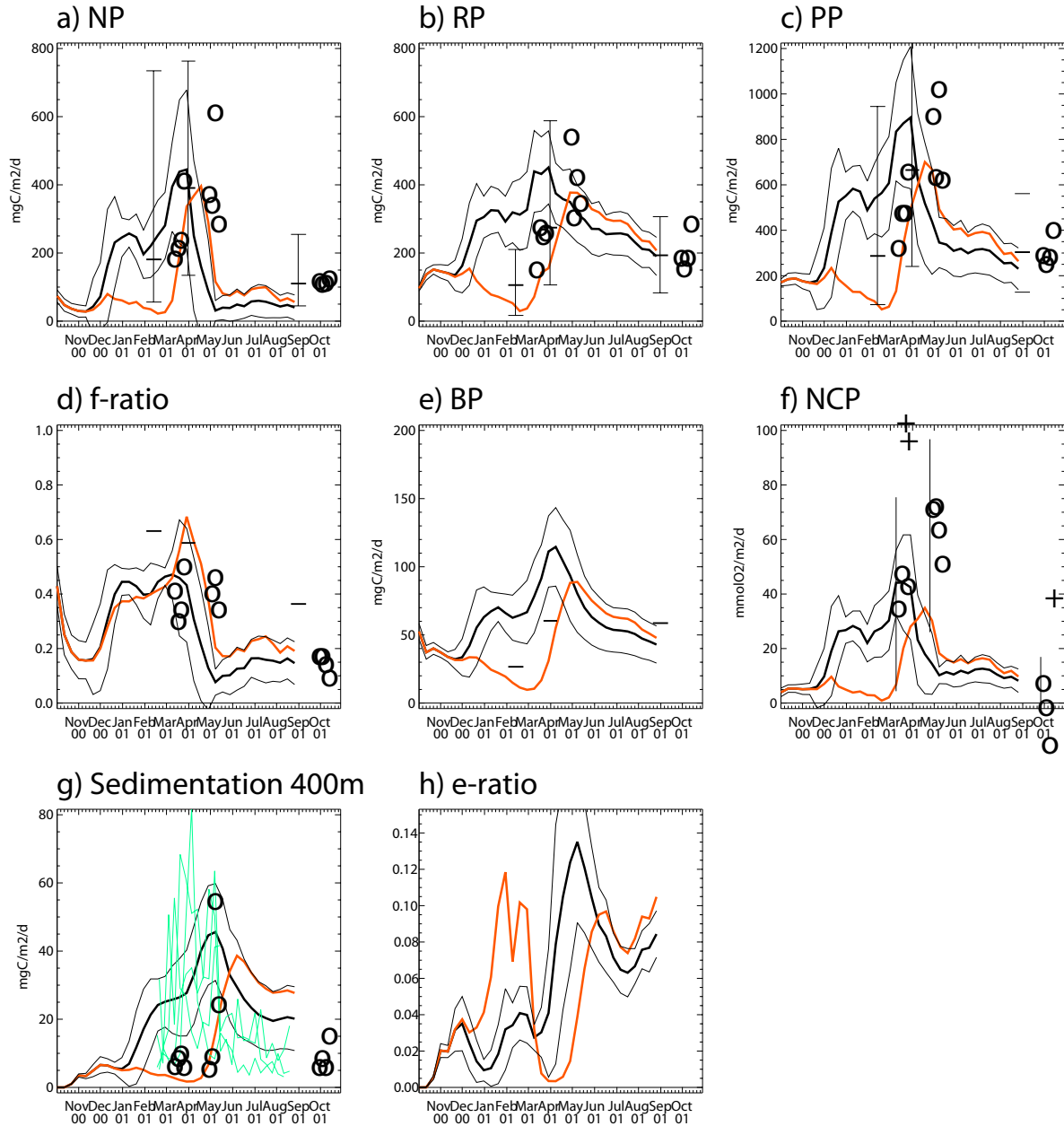


Figure 12. Comparisons between the simulations STD and the simulations MIX for the major biogeochemical fluxes. For legend see figure 11.

a) Integrated NO₃ production, b) Integrated NH₄ production, c) Integrated total production, d) Average f-ratio, e) Integrated bacterial production, f) Integrated net community production, g) Particle export flux at 400 m : green = sediment trap mooring data, h) e ratio at 400 m

Table 1. Dates of the POMME cruises

Cruise number	Leg	Beginning	End
POMME 0		17 Sept. 2000	14 Oct. 2000
POMME 1	1	2 Feb. 2001	23 Feb. 2001
	2	25 Feb. 2001	17 Mar. 2001
POMME 2	1	20 Mar. 2001	13 Apr. 2001
	2	16 Apr. 2001	10 May 2001
POMME 3	1	23 Aug. 2001	14 Sept. 2001
	2	17 Sept. 2001	11 Oct. 2001

Table 2. Position of the 1D stations simulated

Station number	Latitude	Longitude
1	38.5°N	20.0 °W
2	38.5°N	18.5 °W
3	38.5°N	17.0 °W
4	40.5°N	20.0 °W
5	40.5°N	18.5 °W
6	40.5°N	17.0 °W
7	42.5°N	20.0 °W
8	42.5°N	18.5 °W
9	42.5°N	17.0 °W
10	44.5°N	20.0 °W
11	44.5°N	18.5 °W
12	44.5°N	17.0 °W

Table 3. Temporal variations of the biological compartments

nutrients: NO₃, NH₄ and Si ; phytoplankton: P_i with i = s, m and l ; zooplankton: Z_j with j = s, m and l; Bacteria: B ; Detritus: D_k with k = s and m ; DOM : DO_m with m = L and R
s = small ; m = medium ; l = large ; L = Labile ; R = refractory

Stars indicate the siliceous part of the compartments that take part on the silicium cycle

$$\begin{aligned}\partial_t NO_3 = & \partial_z(k_z \partial_z NO_3) - \mu_s L_T L_E L_{NO_3} P_s - \mu_m L_T L_E L_{NO_3} P_m \\ & - \mu_l L_T L_E L_{NO_3} P_l + R_{NH_4} NH_4\end{aligned}\quad (1)$$

$$\begin{aligned}\partial_t NH_4 = & \partial_z(k_z \partial_z NH_4) - \mu_s L_T L_E L_{NH_4} L_M P_s - \mu_m L_T L_E L_{NH_4} P_m - \mu_l L_T L_E L_{NH_4} P_l \\ & - R_{NH_4} NH_4 - U_{NH_4}^B + \eta \frac{R_{C/N}^B}{R_{C/N}^Z} G_{Zs}^B + r(U_{NH_4}^B + U_{DOL}^B) + M_B B \\ & + d(\delta_{Zs} Z_s + \delta_{Zm} Z_m + \delta_{Zl} Z_l)\end{aligned}\quad (2)$$

$$\begin{aligned}\partial_t P_s = & \partial_z(k_z \partial_z P_s) + (1 - \gamma_s) \mu_s L_T L_E^s L_N^s P_s - G_{Zs}^{Ps} - G_{Zm}^{Ps} \\ & - M_{Ps} P_s\end{aligned}\quad (3)$$

$$\begin{aligned}\partial_t P_m = & \partial_z(k_z \partial_z P_m) + (1 - \gamma_m) \mu_m L_T L_E^m L_N^m P_m - G_{Zm}^{Pm} - G_{Zl}^{Pm} \\ & - M_{Pm} P_m\end{aligned}\quad (4)$$

$$\begin{aligned}\partial_t P_l = & \partial_z(k_z \partial_z P_l) + (1 - \gamma_l)(L_{Si}) \mu_l L_T L_E^l L_N^l L_{Si} P_l - G_{Zl}^{Pl} \\ & - M_{Pl} P_l - A_l\end{aligned}\quad (5)$$

$$\begin{aligned}\partial_t Z_s = & \partial_z(k_z \partial_z Z_s) + \alpha_{Zs}^L G_{Zs}^{Ps} + \alpha_{Zs}^D G_{Zs}^{Ds} + (\alpha_{Zs}^L - \eta \frac{R_{C/N}^B}{R_{C/N}^Z}) G_{Zs}^B \\ & - \delta_{Zs} Z_s - M_{Zs} Z_s - G_{Zm}^{Zs}\end{aligned}\quad (6)$$

nextpage...

Table 3. (continuation)

$$\begin{aligned}\partial_t Z_m &= \partial_z(k_z \partial_z Z_m) + \alpha_{Zm}^L (G_{Zm}^{Ps} + G_{Zm}^{Pm} + G_{Zm}^{Zs}) + \alpha_{Zm}^D G_{Zm}^{Ds} \\ &\quad - \delta_{Zm} Z_m - M_{Zm} Z_m - G_{Zl}^{Zm}\end{aligned}\tag{7}$$

$$\begin{aligned}\partial_t Z_l &= \partial_z(k_z \partial_z Z_l) + \alpha_{Zl}^L (G_{Zl}^{Pm} + G_{Zl}^{Pl} + G_{Zl}^{Zm}) + \alpha_{Zl}^D (G_{Zl}^{Ds} + G_{Zl}^{Dm}) \\ &\quad - \delta_{Zl} Z_l - m_{Zl} Z_l\end{aligned}\tag{8}$$

$$\partial_t B = \partial_z(k_z \partial_z B) + (1 - r) L_T (U_{NH4}^B + U_{DOL}^B) - M_B B - G_{Zs}^B\tag{9}$$

$$\begin{aligned}\partial_t D_S &= \partial_z(k_z \partial_z D_S) + (1 - \alpha_{Zl}^L) (G_{Zl}^{Pm} + G_{Zl}^{Pl} + G_{Zl}^{Zm}) + (1 - \alpha_{Zl}^D) G_{Zl}^{Dm} + \\ &\quad (1 - \alpha_{Zm}^L) (G_{Zm}^{Ps} + G_{Zm}^{Pm} + G_{Zm}^{Zs}) + (1 - \alpha_{Zs}^L) (G_{Zs}^{Ps} + G_{Zs}^B) \\ &\quad + M_{Ps} P_s + M_{Pm} P_m + M_{Zs} Z_s + M_{Zm} Z_m \\ &\quad - \alpha_{Zs}^D G_{Zs}^{Ds} - \alpha_{Zm}^D G_{Zm}^{Ds} - \alpha_{Zl}^D G_{Zl}^{Ds} - \kappa_{Ds} D_S\end{aligned}\tag{10}$$

$$\partial_t D_M = \partial_z(k_z \partial_z D_M) + M_{Pl} P_l + A_l + M_{Zl} Z_l - G_{Zl}^{Dm} - \kappa_{Dm} D_M\tag{11}$$

$$\begin{aligned}\partial_t DO_L &= \partial_z(k_z \partial_z DO_L) + \rho_L [(1 - d) (\delta_{Zs} Z_s + \delta_{Zm} Z_m + \delta_{Zl} Z_l) \\ &\quad + \gamma_s (L_{NH4} + L_{NO3}) \mu_s L_T L_E P_s + \gamma_m (L_{NH4} + L_{NO3}) \mu_m L_T L_E P_m \\ &\quad + \gamma_l (L_{NH4} + L_{NO3}) \mu_l L_T L_E P_l + (\kappa_{Ds} D_S + \kappa_{Dm} D_M)] \\ &\quad + \epsilon_S DO_S - U_{DOL}^B\end{aligned}\tag{12}$$

$$\begin{aligned}\partial_t DO_S &= \partial_z(k_z \partial_z DO_S) + \rho_S [(1 - d) (\delta_{Zs} Z_s + \delta_{Zm} Z_m + \delta_{Zl} Z_l) \\ &\quad + \gamma_s (L_{NH4} + L_{NO3}) \mu_s L_T L_E P_s + \gamma_m (L_{NH4} + L_{NO3}) \mu_m L_T L_E P_m \\ &\quad + \gamma_l (L_{NH4} + L_{NO3}) \mu_l L_T L_E P_l + (\kappa_{Ds} D_S + \kappa_{Dm} D_M)] \\ &\quad + \epsilon_R DO_R - \epsilon_S DO_S\end{aligned}\tag{13}$$

nextpage...

Table 3. (*continuation*)

$$\begin{aligned} \partial_t DO_R = & \partial_z(k_z \partial_z DO_R) + \rho_R[(1-d)(\delta_{Zs}Z_s + \delta_{Zm}Z_m + \delta_{Zl}Z_l) + \gamma_s(L_{NH4} + L_{NO3})\mu_s L_T L_E P_s \\ & + \gamma_m(L_{NH4} + L_{NO3})\mu_m L_T L_E P_m + \gamma_l(L_{NH4} + L_{NO3})\mu_l L_T L_E P_l] + (\kappa_{Ds}D_s + \kappa_{Dm}D_m)] \\ & - \epsilon_R DO_R \end{aligned} \quad (14)$$

$$\partial_t Si = \partial_z(k_z \partial_z Si) - \mu_l L_T L_E L_{Si} P_l + \frac{D_s^*}{D_s} \kappa_{ds} + \frac{D_m^*}{D_m} \kappa_{dm} \quad (15)$$

$$\partial_t P_l^* = \partial_z(k_z \partial_z P_l^*) + \mu_l L_T L_{Si} L_E P_l - \frac{P_l^*}{P_l} [G_{Zm}^{Pl} - G_{Zl}^{Pl} - M_{Pl} P_l - A_l] \quad (16)$$

$$\partial_t D_s^* = \partial_z(k_z \partial_z D_s^*) + \frac{P_l^*}{P_l} [G_{Zl}^{Pl} + G_{Zm}^{Pl} + (1 - \frac{L}{Z_s})] + \frac{D_M^*}{D_M} G_{Zl}^{Dm} - \kappa_{ds} \quad (17)$$

$$\partial_t D_M^* = \partial_z(k_z \partial_z D_M^*) + \frac{P_l^*}{P_l} [M_{Pl} P_l + A_l] - \frac{D_m^*}{D_m} G_{Zl}^{Dm} - \kappa_{dm} \quad (18)$$

Table 4. Processes implied in the ecosystem

$$\text{phytoplankton growth rate} \quad \mu = a_{max} \Psi_{max} * PAR_{opt} * 12 / R_{C/Chl} \quad (19)$$

$$\text{temperature limitation} \quad L_T = a_T^{(T-T_{opt})} \quad (20)$$

$$\text{light limitation} \quad L_E = (1 - e^{-PAR/PAR_{opt}}) e^{-\beta PAR/PAR_{opt}} \quad (21)$$

$$\text{nitrates limitation} \quad L_{NO_3} = \frac{NO_3}{K_{NO_3} + NO_3} * e^{-\psi_N NH_4} \quad (22)$$

$$\text{ammonium limitation} \quad L_{NH_4} = \frac{NH_4}{K_{NH_4} + NH_4} \quad (23)$$

$$\text{silicate limitation} \quad L_{Si} = \frac{Si}{K_{Si} + Si} \quad (24)$$

$$\text{grazing} \quad G_{Z_i}^{X_i} = g_{Z_i} L_T Z_i \frac{P_{Z_i} X_i}{K_{Z_i} + F_{Z_i}} \quad (25)$$

$$\text{preferences} \quad P_{Z_i} = \frac{\Phi_{Z_i}^{X_i}}{\Sigma \Phi_{Z_i}^X} \quad (26)$$

$$\text{total food availability} \quad F_{Z_i} = \Sigma Z_i^X \quad (27)$$

$$\text{mesozooplankton mortality} \quad m_{Z_L} = \mu_L Z_L^2 (1 - e^{-\lambda_Z Z_L}) \quad (28)$$

$$\text{DOL bacterial uptake} \quad U^{DOL} = L_T V_B B \frac{DOM}{K_B + DOM} \quad (29)$$

$$\text{ammonium bacterial uptake} \quad U^{NH_4} = L_T V_B B \frac{DOM}{K_B + DOM} * \frac{R_{C/N}^{DOL}}{R_{C/N}^B} \quad (30)$$

$$\text{diatoms aggregation} \quad A_l = [A + 0.1 * (1 - \min(\frac{NO_3}{K_{NO_3}}, \frac{NH_4}{K_{NH_4}}, \frac{Si}{K_{Si}}, 1))] * P_l^2 \quad (31)$$

chlorophyll/nitrogen ratio

$$\text{if } PAR < PAR_{max} \quad R_{Chl/N} = [\frac{Chl}{N}_{max} - (\frac{Chl}{N}_{max} - \frac{Chl}{N}_{min}) \frac{PAR}{PAR_{max}}] \frac{NO_3 + NH_4}{K_{NH_4} + NO_3 + NH_4} \quad (32)$$

$$\text{if } PAR \geq PAR_{max} \quad R_{Chl/N} = \frac{Chl}{N}_{min} \quad (33)$$

next page...

Table 4. (*continuation*)

$$\text{silicium/nitrogen ratio} \quad R_{Si/N}^{Pl} = R_{Si/Nmin} \geq \frac{P_l^*}{P_l} \geq R_{Si/Nmax} \quad (34)$$

mixing limitation in the MIX run

$$\text{if MLD} < \text{ELD} \quad L_M = \text{lim}_{max} \text{ with } \text{lim}_{max} = 1.0 \quad (35)$$

$$\text{if MLD} > 2 \text{ ELD} \quad L_M = \text{lim}_{min} \text{ with } \text{lim}_{min} = 0.1 \quad (36)$$

$$\text{if EZD} < \text{MLD} < 2 \text{ EZD} \quad L_M = \text{lim}_{max} - (\text{lim}_{max} - \text{lim}_{min})(\text{MLD}/\text{ELD} - 1) \quad (37)$$

2.3 Cycle annuel du fonctionnement de l'écosystème planctonique au sein du domaine POMME

Table 5. Biological parameters.

Ref: 1, Harrison et al 1996; 2, Fasham et al 1990; 3, Doney et al 1996; 4, Cloern et al 1995;
5, Morel 1991; 6, Ruiz-Pino et al 1994; 7, Olivier, 2001; 8, Drange; 9, Aumont pers. com.;
P, POMME data; T, Tuning

Phytoplankton		Micro	Nano	Pico	Units	Ref.
Half saturation constant for nitrate uptake	K_{NO_3}	2.5	0.1	0.01	$mmolm^{-3}$	1,T
Half saturation constant for ammonium uptake	K_{NH_4}	0.25	0.01	0.001	$mmolm^{-3}$	1
Inhibition constant for nitrate uptake by ammonium	ψ_N	1.5	1.5	1.5	$(mmolm^{-3})^{-1}$	2
Half saturation constant for silicates uptake	K_{Si}	3.2	-	-	$mmolm^{-3}$	P
Minimum value of C/Chl ratio	C/Chl_{min}	20	40	40	$mgC/mgChl$	3,4
Maximum value of C/Chl ratio	C/Chl_{max}	150	150	150	$mgC/mgChl$	3,4
Chl/(Chl + Phe) ratio		0.8	0.8	0.8		
Maximum PAR for C/Chl adaptation	PAR_{max}	90.0	90.0	90.0	$\mu Em^{-2}s^{-1}$	3
Optimal PAR for photosynthesis	PAR_{opt}	67.4	45.0	30.0	$\mu Em^{-2}s^{-1}$	P
Van't Hoff coefficient	a_T	1.065	1.065	1.065		
Photoinhibition parameter	β	0.01	0.01	0.01		6
Optimal temperature for photosynthesis	T_{opt}	15	15	15	$^{\circ}C$	
Maximal photosynthesis efficiency	Ψ_{max}	0.074	0.050	0.015	$mmolC/E$	P
Gross absorption	a_{max}	0.020	0.021	0.038	$m^2(mgChl)^{-1}$	P
Mortality rate	M_P	0.01	0.01	0.01	d^{-1}	
Half saturation constant for mortality	K_m	0.1	0.1	0.1		
Aggregation rate	A	0.086	-	-	d^{-1}	9
Excretion rate	γ	0.15	0.15	0.15	d^{-1}	
C/N ratio		6.6	6.6	6.6	$molC(molN)^{-1}$	
Minimum Si/N ratio	$R_{Si/Nmin}$	0.33	-	-	$molSi(molN)^{-1}$	7
Maximum Si/N ratio	$R_{Si/Nmax}$	2.77	-	-	$molSi(molN)^{-1}$	7

next page ...

Table 5. (*continuation*)

Zooplankton		Meso	Micro	Nano	Units	Ref.
Fraction assimilated of living food	α^L	0.7	0.7	0.7		7
Fraction assimilated of detrital food	α^D	0.3	0.3	0.3		7
Maximal grazing rate	g	1.00	1.50	1.75	d^{-1}	T
Half saturation constant for grazing	K_Z	0.5	0.5	0.5		2
Mortality rate	M_Z	-	0.25	0.25	d^{-1}	2
Growth rate of superior predator	μ_L	20	-	-	$mmolN^{-1}m^3d^{-1}$	7
Ivlev broutage coefficient	λ_Z	0.000005	-	-	$mmolN^{-1}m^3$	7
Half saturation constant for mortality		0.1	0.1	0.1		T
Preference for Microphyto.	ϕ_{P3}	0.30	-	-		T
Preference for Nanophyto.	ϕ_{P2}	0.30	0.40	-		T
Preference for Picophyto.	ϕ_{P1}	-	0.40	0.45		T
Preference for Bacteria	ϕ_B	-	-	0.45		T
Preference for Microzoo.	ϕ_{Zm}	0.3	-	-		T
Preference for Nanozoo.	ϕ_{Zs}	-	0.10	-		T
Preference for Medium detritus	ϕ_{Dm}	0.05	-	-		T
Preference for Small detritus	ϕ_{Ds}	0.05	0.10	0.10		T
Excretion rate	δ	0.056	0.056	0.056	d^{-1}	7
Ammonium fraction in excretion	d	0.90	0.90	0.90		2
C/N ratio	$R_{C/N}$	6.6	6.6	6.6	$molC(molN)^{-1}$	

next page ...

Table 5. (*continuation*)

Bacteria					Units	Ref.
Maximum uptake rate	V_B	2.0			d^{-1}	2
Half saturation constant for uptake	K_B	0.1			$mmolN^{-1}m^3$	2
Mortality rate	M_B	0.014			d^{-1}	8
Non assimilated ratio	r	0.70				P
C/N ratio	$R_{C/N}$	4.0			$molC(molN)^{-1}$	8
Nitrification rate	R_{NH_4}	0.01			d^{-1}	7
Detritus		Medium	Small		Units	Ref.
DOM production rate	κ_D	0.067	0.100		d^{-1}	8
Sedimentation velocity	V_{sed}	1.0	10.0		md^{-1}	T
C/N ratio	$R_{C/N}$	6.6	6.6		$molC(molN)^{-1}$	
DOM		Refractory	Semi labile	Labile	Units	Ref.
Degradation rate	ϵ_D	1.0	12.0		$year^{-1}$	P
Fraction of production	ρ_D	0.2	0.2	0.6		T
C/N ratio	$R_{C/N}$	14.0	12.0	10.0	$molC(molN)^{-1}$	

Table 6. Validation : annual fluxes in $gCm^{-1}y^{-1}$.

PP = Primary production (0-100m); NP = New production (0-100m) (Fernandez *et al*, 2005b);

PE = Particulate Export at 400 m (Guieu *et al.*, 2005; DE = Dissolved Organic Matter Export at 80 m Sorhin and Sempéré, 2005)

	Data	STA
PP	202.8	155.4 (24.9)
NP	68.4	54.0 (14.5)
PE	5.1	6.7 (1.8)
DE	5.2	5.7 (1.6)

2.4 Conclusion

Afin de comprendre et de simuler le fonctionnement de l'écosystème et les principaux processus intervenant dans les cycles biogéochimiques, un nouveau modèle biogéochimique a été développé. Sa structure complexe vise à représenter, aussi fidèlement que possible, le réseau trophique observé au cours des campagnes d'échantillonnage. Il est basé sur le cycle de l'azote et comporte un cycle du silicium simplifié.

Il a été couplé dans un premier temps à un modèle physique 1D représentant la dynamique moyenne de la zone POMME. Cependant, compte tenu de l'importante variabilité spatiale de la MLD observée au sein du domaine d'étude, un tel couplage n'a pas permis de représenter précisément l'évolution temporelle de notre système. L'évolution de la MLD dans le cadre d'une configuration 1D moyenne se traduit par la représentation d'un seul régime de production et néglige toute variabilité spatiale.

Dans le but d'appréhender la variabilité méridienne en terme de régimes de production, le couplage a été réalisé dans un second temps à partir des sorties d'un modèle pseudo-3D (Giordani *et al.*, 2005). Des simulations 1D ont été réalisées à partir de la dynamique décrite en différents points du domaine. La moyenne des résultats obtenus a servi à décrire le comportement moyen du système à travers le domaine.

Les données biogéochimiques récoltées au cours des campagnes d'échantillonnage POMME sont asynoptiques. Néanmoins, leur nombre important et les périodes qu'elles couvrent permettent d'appréhender la variabilité temporelle des stocks et flux biogéochimiques dans la zone d'étude. Compte tenu de la difficulté à valider un modèle 1D avec des données asynoptiques, le modèle reproduit relativement bien l'évolution saisonnière des principaux stocks et flux pendant la période d'étude (de septembre 2000 à septembre 2001).

En moyenne sur le domaine, les nitrates et silicates montrent un signal saisonnier marqué avec une diminution progressive des concentrations de surface du printemps à l'automne puis un réapprovisionnement des couches de surface avec la déstratification de la colonne d'eau. Le bloom d'intensité moyenne (avec des valeurs inférieurs à $1\text{mgChl}/\text{m}^3$ en surface) est de longue durée, il débute en hiver et se prolonge jusqu'à la fin du printemps. La production primaire s'appuie tout au long de l'année sur la régénération comme le montrent les valeurs

de f-ratio dont les maxima sont de l'ordre de 0,5. En parallèle, l'export particulaire observé est relativement faible avec des valeurs de e-ratio inférieures à 0,15.

Le fonctionnement du système varie au cours du cycle saisonnier. La part des différents groupes dans le transfert de matière organique change entre P1 et P2 sans que le flux exporté ne soit fortement modifié. En revanche, P3 montre un système clairement oligotrophe caractérisé par de faibles productions et un impact important de la boucle microbienne.

La variabilité méridienne existant au sein du domaine d'étude peut être approchée grâce à la configuration utilisée. L'évolution et l'amplitude du bloom varient, en réponse à la MLD hivernale et à la disponibilité en nutriments dans chaque zone. Au Nord, la couche de mélange hivernale est plus épaisse et la disponibilité en nutriments plus importante, le bloom commence donc avec la stratification de la colonne d'eau quand la limitation par la lumière diminue. Au Sud, la couche de mélange hivernale est plus faible et à l'automne le milieu est très pauvre en nutriments. Le bloom débute avec la déstratification automnale qui correspond à un apport de nutriments vers la surface. Il s'agit d'un bloom d'entraînement. Sa fin est déterminée par la disponibilité en nutriments.

Le cycle annuel moyen que le modèle décrit dans la zone est caractérisé par un bloom de faible intensité et longue durée qui débute avec la déstratification de la colonne d'eau et s'achève à la fin du printemps. La matière organique produite est recyclée tout au long de l'année ce qui se traduit par de faibles f-ratio et e-ratio.

Les paramètres liés à la photosynthèse des différentes classes de phytoplancton ont été déterminés sur la base des données récoltées in situ (Claustre *et al.*, 2005). Pour les paramètres contraignant l'assimilation de nutriments, en revanche, une grande liberté existait du fait du manque de données à ce sujet. La paramétrisation choisie permet de reproduire de manière relativement satisfaisante la succession phytoplanctonique moyenne de la zone ainsi que d'appréhender la variabilité méridienne existant dans la distribution des différentes classes de taille. Le modèle décrit une dominance quasi-constante des flagellés dans les eaux de surface tout au long de l'année. La structuration en classes de taille de la chlorophylle

présente un gradient méridien avec une proportion de diatomées plus importante au Nord de la zone. Cette dominance se traduit par une sédimentation importante.

L'utilisation d'un modèle biogéochimique complexe se révèle intéressante pour l'étude d'un écosystème dont le fonctionnement est fortement basé sur le recyclage, comme c'est le cas dans notre domaine. Cependant, l'étude d'un cycle saisonnier complet dans cette région a posé le problème de la paramétrisation de la photosynthèse. En effet, la paramétrisation de la limitation par la lumière n'a pas pu être effectuée de manière complètement satisfaisante. Ces résultats posent la question de la capacité des modèles à représenter la complexité de tous les processus impliqués dans la photosynthèse. Ce problème apparaît particulièrement crucial dans un domaine comme le notre dans lequel la MLD varie à la fois spatialement et temporellement mais dans une gamme relativement restreinte.

Nous avons eu un aperçu, au cours de cette étude, de l'importance de la variabilité spatiale dans notre domaine. L'ensemble des processus biogéochimiques évolue dans un espace à trois dimensions spatiales. Le passage à une modélisation à quatre dimensions est donc l'étape suivante du travail pour comprendre les couplages entre la dynamique et la biologie. En effet, ce modèle a été calibré en prenant en compte une variabilité temporelle et spatiale à grande échelle (composée sur la base d'un ensemble de douze points). Le couplage avec un modèle dynamique à haute résolution permettra l'étude de la variabilité de l'écosystème aux échelles spatiales petite et moyenne.

Deuxième partie

Influence de la dynamique à différentes
échelles spatio-temporelles sur le
fonctionnement de l'écosystème
pélagique : conséquences en terme de
production primaire

Chapitre 1

Introduction

L'intensité de la production primaire varie spatialement sous l'action de la dynamique. Les interventions de la dynamique sur la PP s'exercent principalement à travers deux facteurs limitants : les nutriments et la lumière. Les processus physiques qui contrôlent la disponibilité de ces facteurs diffèrent selon l'échelle spatiale considérée.

A grande échelle, le mélange hivernal génère deux gradients méridien inversés : un gradient méridien de nutriments des moyennes vers les hautes latitudes (de Boyer Montégut *et al.*, 2004) et un gradient de lumière reçue par les cellules phytoplanctoniques des hautes vers les moyennes latitudes (Follow et Dutkiewicz, 2002).

A petite et moyenne échelles, plusieurs processus dynamiques agissent sur les disponibilités en nutriments et lumière. Les processus en jeu dans ce contrôle sont ceux qui participent au transport et à la stratification des eaux (Lévy, 2006 et références internes).

Pendant longtemps, les phénomènes intervenant à ces échelles n'ont pas été pris en compte dans l'estimation de la production primaire à l'échelle des bassins. De ce fait, des divergences ont été mises à jour entre la production estimée par les modèles et les mesures réalisées en terme de quantité d'oxygène et de flux d'export (Jenkins, 1988 ; Lewis, 1986). Le premier, Falkowski (1991) a émis l'hypothèse de l'influence de la dynamique à mésoéchelle sur l'intensité de la PP, influence qui pourrait expliquer ces divergences. Depuis, plusieurs études, basées sur l'utilisation de modèles numériques, ont été menées afin de déterminer quel était l'impact des processus mésoéchelles sur l'intensité de la PP et par quels moyens ils agissaient.

En particulier, en terme de transport, McGillicuddy et Robinson (1997) ont montré que

la prise en compte de la dynamique mésoéchelle permettait d'augmenter de 30% l'intensité de la PP simulée dans les zones oligotrophes. Cette augmentation est due à la déformation, au sein des tourbillons, des isopycnes et des isolignes de nutriments. Ce phénomène est connu sous le terme "eddy pumping". L'influence de ce phénomène sur la PP n'est visible que dans le cas où une remontée des isolignes permet un apport de nutriments dans la couche euphotique. Ce cas de figure apparaît au sein des tourbillons cycloniques. Le flux vertical de nitrates associé est plus important pendant la formation et l'intensification des tourbillons cycloniques (McGillicuddy et Robinson, 1997 ; Oschlies *et al.*, 2002). Les nutriments subissent ensuite un transport isopycnal avec le déplacement du tourbillon (McGillicuddy *et al.*, 1995 ; Martin et Pondaven, 2003), décrit sous le terme "flux de propagation". Martin et Richards (2001) ont montré que les nutriments ainsi remontés en surface pouvaient être aussi soumis à un phénomène de dispersion horizontale à l'intérieur de tourbillon. Les tourbillons sont également à l'origine d'un transport horizontal car ils sont considérés comme des structures cohérentes isolées des eaux extérieures (Provenzale, 1999) qui conservent leur propriétés en se déplaçant.

Enfin, les structures tourbillonnaires montrent également une stratification décalée par rapport aux eaux environnantes (Klein et Hua, 1988 ; Townsend *et al.*, 1994 ; Lévy *et al.*, 1998). Ce processus entraîne une modification de la quantité de lumière disponible pour les cellules phytoplanctoniques.

Lévy *et al.* (2001) et Mahadevan et Archer (2000) ont montré que la dynamique à sub-mésoéchelle a un fort impact sur la PP en période oligotrophe (impact plus important que la mésoéchelle d'après Lévy *et al.*, 2001). Cette influence est due à une injection de nutriments principalement contrainte par les forts gradients de densité (c'est à dire de stratification) et de vorticité. Des vitesses verticales ascendantes sont situées dans les filaments de vorticité négative alors que des vitesses verticales descendantes sont observées dans les filaments de vorticité positive (Lévy *et al.*, 2001 ; Lévy et Klein, 2004). Ces vitesses descendantes se traduisent par un flux d'export hors de la zone euphotique. La dynamique à submésoéchelle peut également entraîner un transport horizontal des nutriments et des organismes. Ce trans-

port dépend du rapport existant entre la durée de vie du traceur considéré et l'échelle de temps de l'advection (Mahadevan et Campbell, 2002). Ce qui signifie que les processus dynamiques dont l'échelle de temps est comparable à celle de la croissance du phytoplancton (de l'ordre de la journée) ont les conséquences les plus marquées sur l'intensité et la distribution de la production primaire.

Ces variations de disponibilité en nutriments et en lumière à différentes échelles spatio-temporelles peuvent engendrer des variations de structuration des communautés phytoplanctoniques. Compte tenu du rôle de la structuration en classes de taille des populations sur les voies de transfert de la matière organique, le devenir de cette dernière peut être profondément modifié.

Depuis Margalef (1978), il est admis que les conditions dynamiques sont à même de contraindre la structuration des peuplements planctoniques. Récemment, Cullen *et al.* (2002) ont réalisé une synthèse des connaissances acquises dans ce domaine. La figure 1.1 résume la réponse de l'écosystème en terme de structuration à la variabilité de la turbulence et de la disponibilité en nutriments : le contrôle de la production par les éléments limitants (bottom-up) est modulé par l'apport de nutriments dans la zone euphotique en fonction du temps. Il contraint les flux de matière à travers l'écosystème et donc le type de réseaux trophiques pouvant se développer. Les situations les plus communes dans l'océan ouvert sont celles où nutriments et turbulence évoluent conjointement. Dans le cas d'une turbulence et d'une teneur en nutriments élevées, la biomasse est importante et dominée par les cellules de grande taille ayant une croissance rapide. En revanche, une situation de faible turbulence et faible concentration en nutriments entraîne une dominance des cellules de petites tailles dont l'absorption de nutriments est facilitée par un rapport surface/volume élevé. Dans ces conditions, la matière organique est en majorité recyclée localement. En conséquence, la modification de la structure de l'écosystème en réponse à la prédation peut être considérée, dans cette synthèse, comme un processus de moindre importance. Les différentes échelles spatio-temporelles en jeu dans la distribution des nutriments vont donc influencer sur la composition de la population phytoplanctonique (Rodriguez *et al.*, 2001 ; Vaillancourt *et al.*, 2003)

et, en conséquence, sur le fonctionnement du réseau trophique.

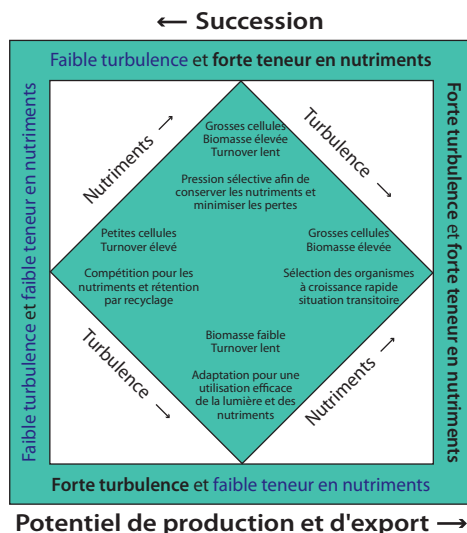


FIG. 1.1 – Relation entre turbulence, nutriments et structure du réseau trophique (d'après Cullen *et al.*, 2002)

En Atlantique Nord-Est, de nombreuses études ont montré que toutes les échelles de variabilité étaient représentées. Un signal grande échelle traduit l'existence de plusieurs régimes de production sur la latitude associés au gradient de profondeur de couche de mélange (Dutkiewicz *et al.*, 2001; Follows et Dutkiewicz, 2002). Plusieurs études ont décrit une activité mésoéchelle capable de moduler la quantité de nutriments dans les eaux de surface (Martin et Richards, 2001; Woodward et Rees, 2001; Rees *et al.*, 2001) et l'intensité de la PP (Karrasch *et al.*, 1996; Garçon *et al.*, 2001) au niveau de tourbillons et de fronts. Par ailleurs, l'ensemble de ces variabilités spatiales ne sont pas indépendantes du cycle saisonnier. Or, aux latitudes tempérées de l'Atlantique Nord, le cycle saisonnier est décrit comme l'un des plus marqués de l'océan avec un bloom printanier particulièrement intense (Esaias *et al.*, 1986).

Au cours des campagnes POMME, l'influence des différentes échelles spatio-temporelles sur l'activité biologique a également été mise en évidence. Elle se traduit, à grande échelle par un gradient méridien de nutriments et une succession de régimes de production sur la latitude (Lévy *et al.*, 2005a). A mésoéchelle, des analyses ont révélé une production primaire

plus intense et une modification de la composition de la communauté phytoplanctonique au sein d'un tourbillon anticyclonique en comparaison des eaux ambiantes (Fernandez *et al.*, 2005a ; Leblanc *et al.*, 2005). A sub-mésoéchelle, des observations satellitales et à l'aide d'engins tractés (Tow-Yo) ont montré des gradients importants de chlorophylle et de biomasse (H.Loisel, communication personnelle ; L.Prieur, communication personnelle) associés à un changement dans la communauté phytoplanctonique (Mérien, 2003).

Le couplage d'un modèle dynamique 3D avec le modèle biogéochimique développé s'inscrit dans le programme POMME. Ce programme vise à étudier l'impact des interactions des processus physiques et biologiques, à différentes échelles spatio-temporelles, sur la production et le devenir de la matière organique. Un de ses objectifs est de comprendre et de quantifier la contribution de la dynamique à mésoéchelle sur les flux biologiques et la ventilation de la thermocline. Ce programme pluridisciplinaire intègre de nombreuses données qui, analysées préliminairement ou simultanément au développement du modèle couplé, fournissent déjà une vision large de la variabilité à la fois spatiale et temporelle existant au sein de la zone d'étude.

L'ensemble des données biogéochimiques récoltées au cours des legs 1 et 2 fournissent une description relativement précise de l'évolution temporelle de l'écosystème pélagique (Mémery *et al.* 2005 et références internes). Couplées à des analyses hydrodynamiques, elles permettent également d'étudier la variabilité spatiale à la fois à grande échelle et à l'échelle des tourbillons (Fernandez *et al.*, 2005a ; Maixandau *et al.*, 2005a). Néanmoins, l'échantillonnage des données n'est pas synoptique (Lévy *et al.*, 2005b). Les analyses et interprétations de la variabilité spatiale des données se révèlent donc délicates. Une étude d'images satellitaires est également en cours. Par essence, cette étude permet seulement de prendre en compte la variabilité spatiale de la chlorophylle de surface.

La modélisation couplée physique-biologie sert à restituer les données dans un contexte spatial et temporel. Elle permet d'étudier les facteurs de contrôle de la variabilité des traceurs et des flux. Une autre étude a été réalisée à l'aide d'un modèle biogéochimique plus simple que celui développé dans ce travail (Lévy *et al.*, 2005b). Si elle réussit à reproduire les flux d'entrée (la production primaire) et de sortie (l'export vers les couches profondes) du sys-

tème, en revanche, le fonctionnement du système en terme de structure n'a pas été étudié. Cet aspect est pris en compte dans le modèle présenté ici.

Le but de ce travail est de déterminer les échelles intervenant dans la variabilité de l'activité biologique et de préciser à travers quels processus elles interviennent. Il vise également à étudier l'impact de ces processus sur la structuration de l'écosystème planctonique et sur la variabilité de fonctionnement associée.

Dans un premier temps, nous étudierons la distribution de différentes variables dynamiques au sein de notre zone d'étude. Un couplage avec des traceurs conservatifs a ensuite été effectué afin de décrire les échanges intervenant entre les tourbillons et les eaux ambiantes ainsi que sur la verticale.

Dans un deuxième temps, nous tenterons de comprendre :

- Comment se distribuent les variables biologiques de notre modèle aux différentes échelles spatiales ;
- Quels sont les facteurs contrôlant cette variabilité ;
- Quels sont les processus dynamiques mis en jeu ;
- Quelle est leur part dans l'intensité des flux de production.

Chapitre 2

Dynamique de la zone d'étude

2.1 Modèle physique

2.1.1 Généralités

Dans le cadre de la simulation du contexte hydrodynamique au sein de la zone POMME, différentes échelles spatio-temporelles doivent être prises en compte.

Compte tenu de cette contrainte, le modèle tridimensionnel utilisé lors de ce travail est le modèle de circulation océanique OPA (Madec *et al.*, 1999) dans sa version 8.2. Ce modèle aux équations primitives permet de représenter explicitement la couche de mélange (à l'aide d'un modèle de couche de mélange TKE -Gaspar *et al.*, 1990 ; Blanke et Delecluse, 1993) et, à une résolution adaptée, de reproduire la dynamique mésoéchelle (Madec *et al.*, 1991 ; Lévy *et al.*, 1998 ; Lévy *et al.*, 2001 ; Olivier, 2001).

Le domaine d'étude est une zone de 500km de longitude sur 750km de latitude qui s'étend de 15,33 à 21,33°W et de 38 à 45 °N, correspondant à la zone d'échantillonnage des campagnes POMME.

2.1.2 Equations primitives et approximations

La circulation peut être, en bonne approximation représentée par les équations primitives qui sont déduites des équations de Navier-Stokes en prenant en compte les hypothèses suivantes :

- Approximation de la sphéricité de la Terre.
- Couche fine, l'épaisseur du fluide est négligée par rapport au rayon terrestre.

- Approximation de Boussinesq.
- Incompressibilité du fluide.
- Approximation hydrostatique.

De plus, la surface de l’océan est considérée comme un “toit rigide”.

Les coefficients de diffusivité verticaux sont calculés à partir d’un modèle de fermeture turbulente 1.5 basé sur l’équation de l’énergie cinétique turbulente (Gaspar *et al.*, 1990; Blanke et Delecluse, 1993).

2.1.3 Grille du modèle

Le modèle est utilisé, ici, dans une configuration à haute résolution : la résolution est de $1/20^\circ$ de degré sur l’horizontale (soit environ 5km). La grille verticale comprend 69 niveaux, elle est irrégulière. Dans les 150 premiers mètres, la résolution est de 5m par niveau, elle diminue ensuite avec la profondeur. La résolution du modèle permet de représenter explicitement les tourbillons à mésoéchelle et marginalement la dynamique à sub-mésoéchelle et utilise une bathymétrie réaliste.

2.1.4 Configuration aux frontières ouvertes

L’utilisation d’une configuration aux frontières ouvertes est nécessaire à la reproduction de la dynamique régionale et de la biogéochimie associée.

Le modèle a été modifié en une version régionale adaptée aux contraintes de représentation réaliste de l’activité méso et subméso-échelle dans une zone réduite de l’océan par M. Gavart et A. Paci (Gavart *et al.*, 1999; Paci *et al.*, 2005). La particularité de cette configuration est que le domaine est représenté par un rectangle aux frontières ouvertes inclu dans une zone aux frontières fermées (Fig 2.1). Ces deux limites sont séparées par une zone dite “zone de recirculation”. Un rappel newtonien sur les traceurs actifs (température et salinité) est effectué de façon à ce que la circulation dans cette zone soit le miroir de la circulation intérieure et que le transport soit nul au niveau de la frontière fermée ; un exemple est illustré par la figure 2.2 (Gavart *et al.*, 1999).

Les valeurs de température et de salinité aux bords ouverts sont contraintes par les

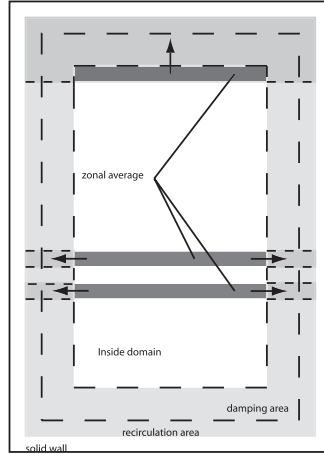


FIG. 2.1 – Représentation schématique du domaine d'étude (d'après Lévy *et al.*, 2005b)

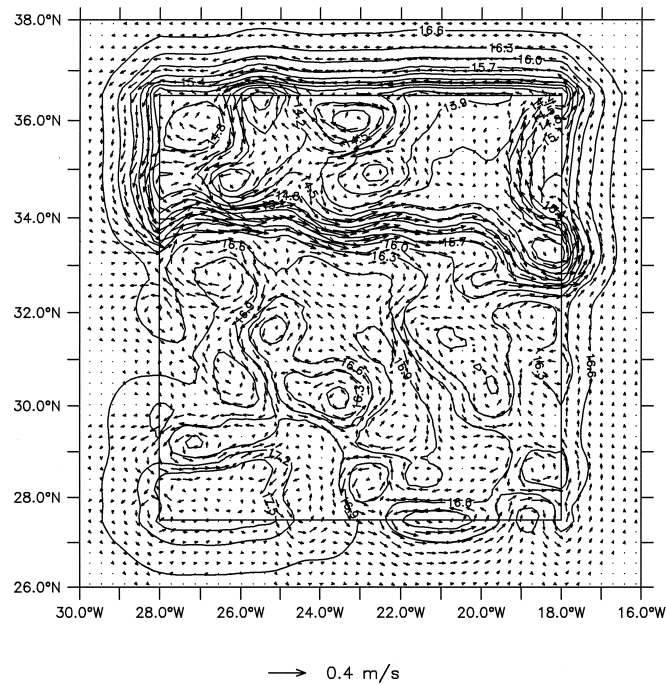


FIG. 2.2 – Exemple de recirculation dans le cadre d'une configuration appliquée à la campagne SEMAPHORE (Gavart *et al.*, 1999).

données des campagnes d'observation POMME. Une interpolation temporelle linéaire est utilisée entre les données aux frontières de P1L1 et P2L1, les conditions aux frontières sont ensuite conservées constantes après P2L1.

Les simulations débutent au 23 février et durent 3 mois.

2.1.5 Initialisation

L'initialisation (Fig 2.3) est réalisée à partir des données de température et de salinité provenant de la campagne P1L1 corrigées de manière à éviter une répartition asynoptique des champs de traceurs (Paci *et al.*, 2005).

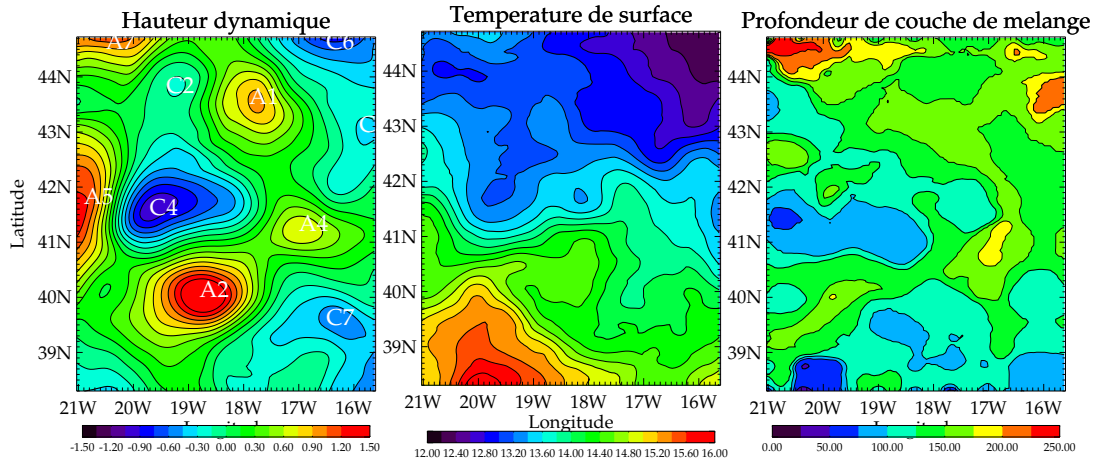


FIG. 2.3 – Champs de hauteur dynamique (en m^2s^{-2}), température de surface (en $^{\circ}\text{C}$) et profondeur de couche de mélange (en mètres) utilisés pour l'initialisation du modèle

Le champ initial de courant a été déterminé par équilibre géostrophique à partir du champ de masse en considérant un niveau de référence à environ 1700m.

2.1.6 Forcages externes

Le modèle est forcé, en surface, par des données de flux solaire et non solaire ainsi que par la tension de vent (Fig 2.4). Les flux air-mer ont été calculés sur la base de données *in-situ* et satellitaires par Caniaux *et al.* (2005a) puis optimisés en s'appuyant sur la comparaison avec un modèle océanique à une dimension (Caniaux *et al.*, 2005b).

Les flux journaliers obtenus sont ensuite interpolés temporellement au pas de temps du modèle. Le modèle n'intègre donc pas de cycle nyctéméral.

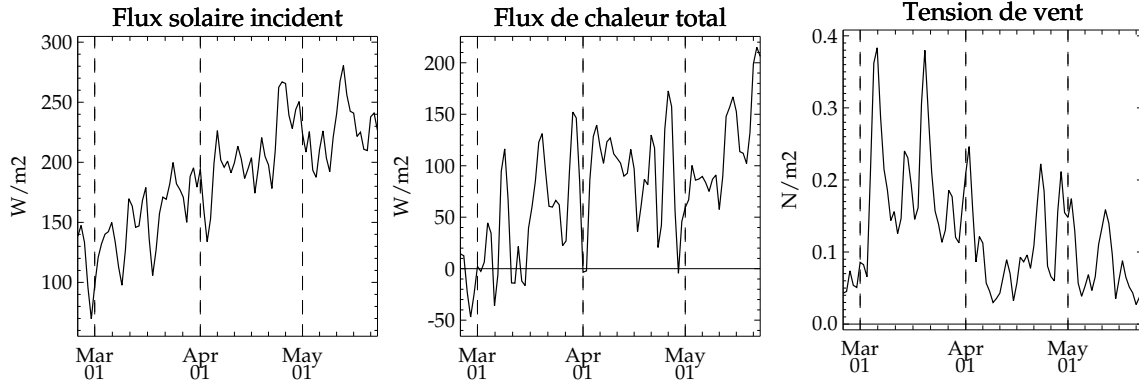


FIG. 2.4 – Flux atmosphériques utilisés pour forcer le modèle : Flux solaire incident (en Wm^{-2}), Flux de chaleur total (en Wm^{-2}) et tension de vent (en Nm^{-2})

Ces flux présentent une forte variabilité à haute fréquence. La tendance décrite par le flux solaire incident est une augmentation sur toute la durée de la simulation. Le flux de chaleur total montre également une augmentation sur toute la période de la simulation. Ce flux présente des valeurs positives à partir du début du mois de mars. A compter de cette date, ce flux participe au réchauffement et à la stratification de l'océan de surface. Ce processus de restratification est interrompu par des périodes de vent intense, la plus remarquable étant visible fin avril et représentant une forte tempête.

Cette configuration dynamique a été validée par Paci *et al.* (2005) et couplée avec un modèle biogéochimique simple (Lévy *et al.*, 2005b).

2.2 Dynamique au sein du domaine POMME et transport de traceurs passifs

Dans cette section, nous décrivons les résultats de notre modèle tout d'abord en terme de physique seule, en considérant indépendamment différentes grandeurs dynamiques puis à travers la distribution de traceurs purement conservatifs afin de révéler le transport de masses d'eau. Ces traceurs conservatifs se comportent comme des traceurs biologiques dépourvus de termes puits et sources.

2.2.1 Situation dynamique décrite par le modèle

2.2.1.1 Hauteur dynamique

La zone POMME est une zone relativement peu énergétique mais présente une nette activité à méso et sub-mésoéchelle. Au cours de la période étudiée, au minimum cinq tourbillons étaient observables à chaque instant sur le domaine. Ces tourbillons sont différenciés selon leur structure (anticyclonique ou cyclonique) et désignés par des numéros (selon une convention admise par toute la communauté POMME, A=tourbillon anticyclonique, C=tourbillon cyclonique) (Fig 2.5).

La hauteur dynamique permet de déterminer la position des différents tourbillons à chaque instant. La figure 2.5 décrit le déplacement des tourbillons au cours de la simulation. Elle montre que toutes les structures sont relativement stables et cohérentes pendant cette période. La position et le déplacement des tourbillons ont fait l'objet d'études approfondies au cours du programme POMME et sont décrites respectivement par Assenbaum et Reverdin (2005), à l'aide d'analyses du modèle opérationnel SOPRANE, et Le Cann *et al.* (2005), sur la base de données de flotteurs et d'altimétrie. Elles confirment que les structures méso échelles se déplacent à un rythme très lent (moins d'1cm/s) dans la direction S-W.

2.2.1.2 Température de surface et courants horizontaux

Au cours de trois mois de simulation, la température moyenne de surface sur la zone augmente progressivement. Ce réchauffement des eaux de surface se produit en réponse aux flux nets de chaleur de surface positifs (avec des vents de relativement faible intensité hors des événements météorologiques).

Par ailleurs, le champ de température montre une structuration en réponse à plusieurs échelles spatio-temporelles (Fig 2.6). La température de surface décrit un gradient N-S. En plus de cette variation méridienne, le champ de température révèle l'existence d'une dynamique à méso et sub-méso échelle.

La variabilité spatiale de la température traduit la déformation des champs sous l'action de l'advection induite par les tourbillons mésoéchelle. Le champ de température donne un bon aperçu de l'organisation de ces structures et de leur formation en spirale (Fig 2.6).

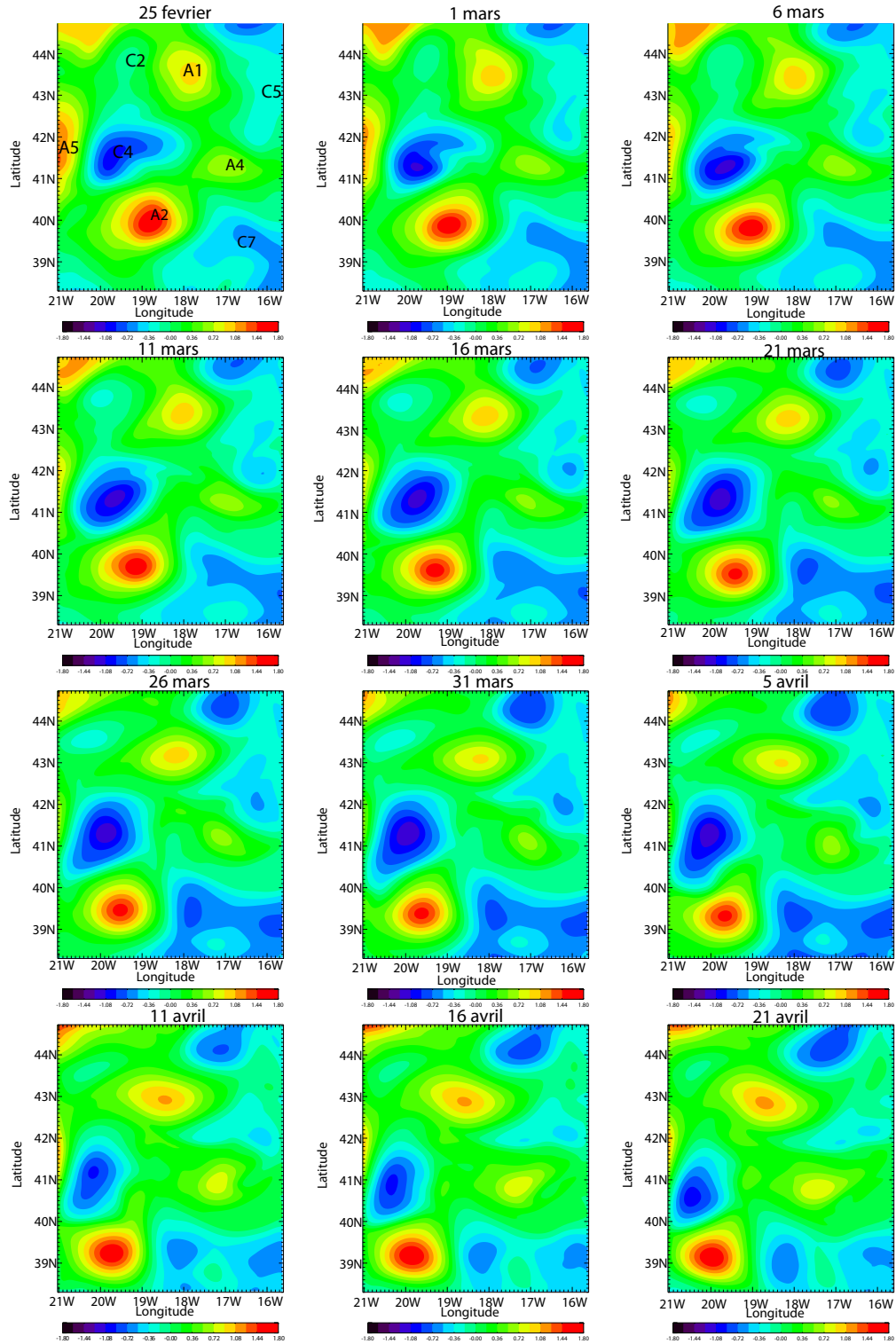


FIG. 2.5 – Evolution du champ de hauteur dynamique, indiquant la position des tourbillons, unité= m^2s^{-2} . La dénomination des tourbillons est indiquée sur le champ du 25 fevrier.

2.2 Dynamique au sein du domaine POMME et transport de traceurs passifs

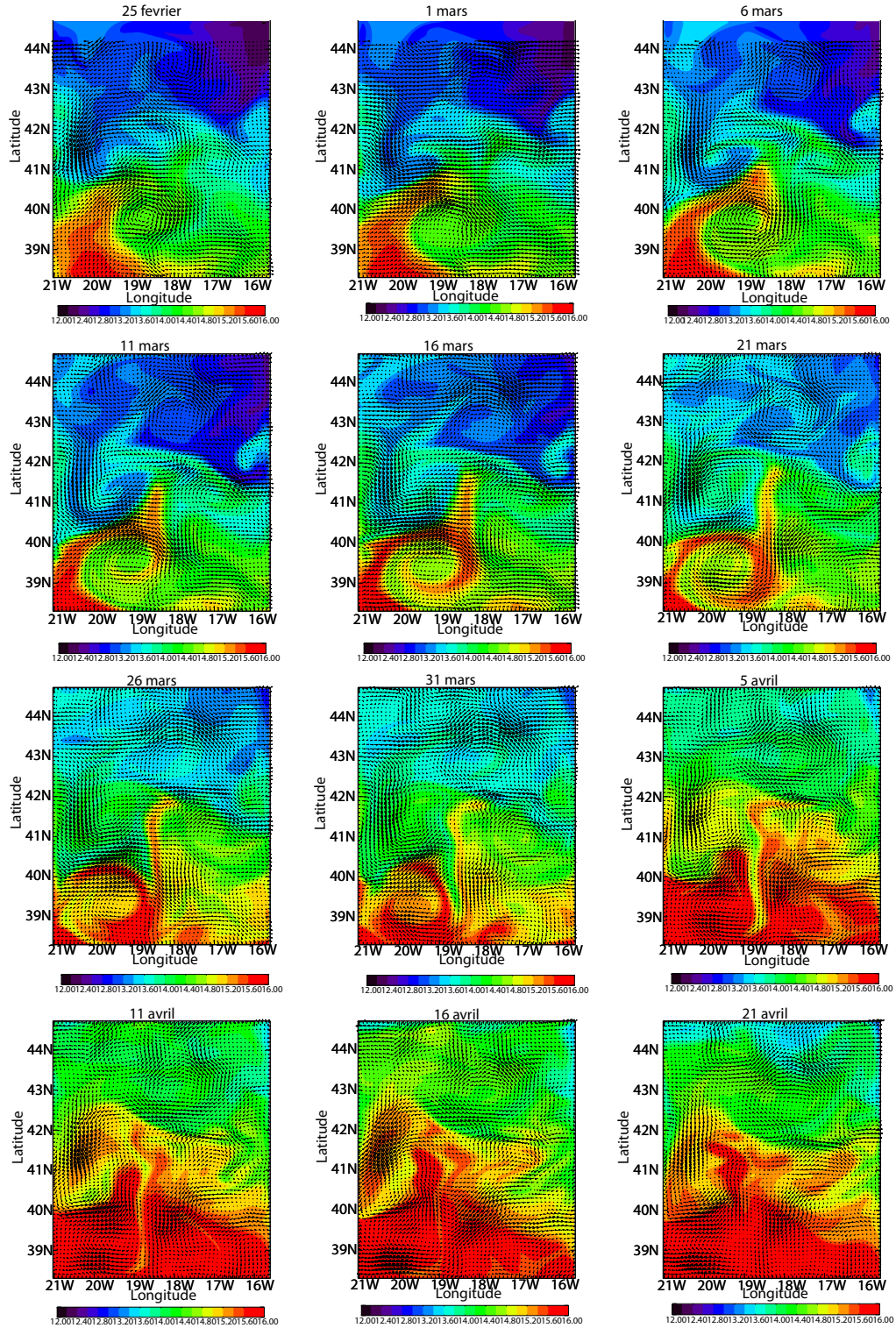


FIG. 2.6 – Evolution du champ de température de surface (SST, en °C) avec, en surimpression, le champ de vitesse horizontale (en m/s)

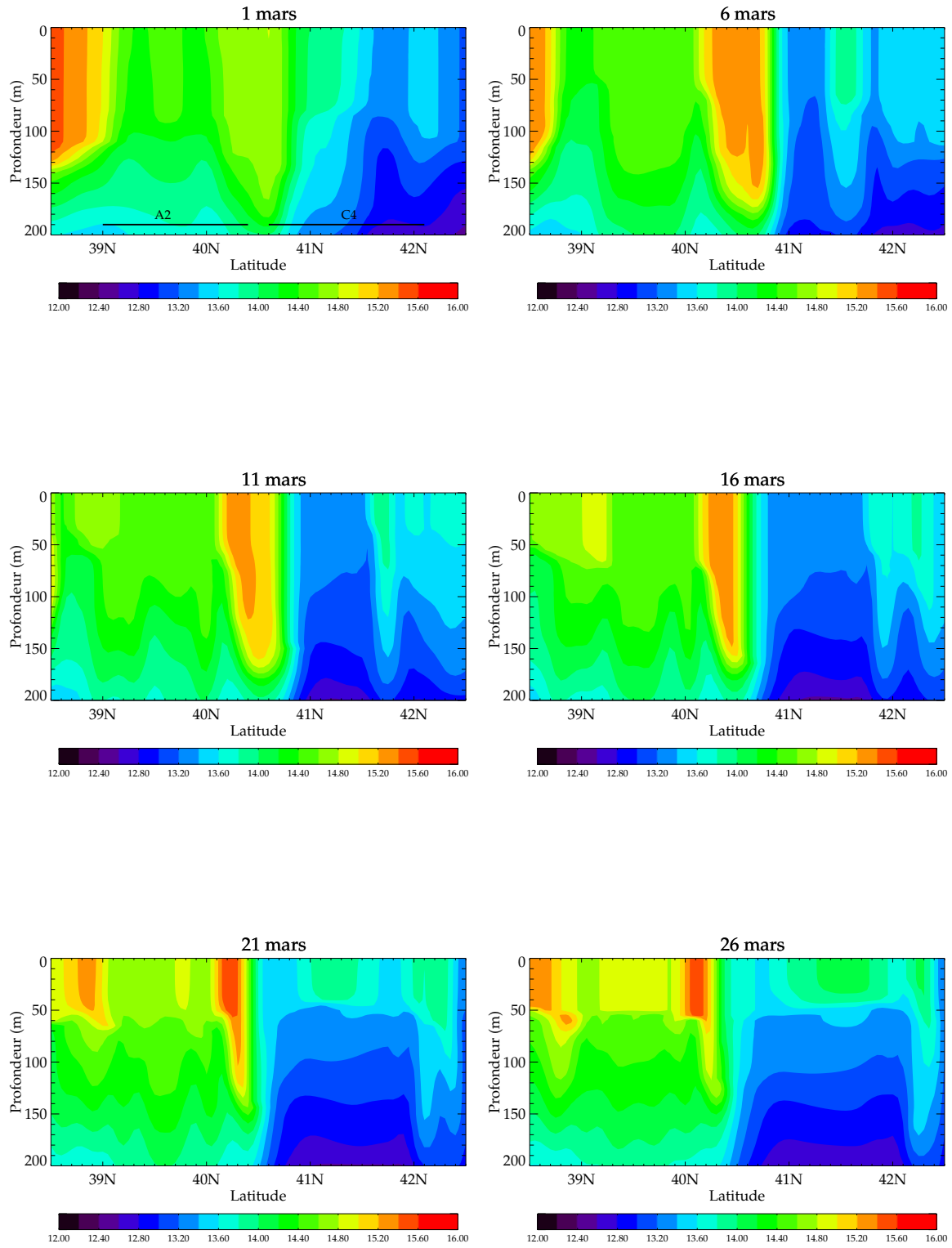


FIG. 2.7 – Sections méridiennes du champ de température (en °C), à 19.25°W. La position des tourbillons A2 et C4 est indiquée à la date du 1^{er} mars

D'importants gradients de température sont également visibles au niveau des fronts séparant les différents tourbillons. En particulier, une langue d'eau chaude se détache progressivement (à partir du 11 mars) du bord du tourbillon A2 et remonte le long du front séparant C4 et A4. A partir du 26 mars, une langue d'eau froide se propage le long du front A2/C7.

Une coupe méridienne de température tracée à 19.25°W (Fig 2.7) montre la déformation du champ thermique en réponse à l'activité méso et sub-mésoéchelle. Elle révèle nettement la position des tourbillons A2 et C4 ainsi que du front associé. Les tourbillons montrent une déformation de la thermocline inversée dans les structures cycloniques et anticycloniques. Au centre de C4 la thermocline montre une remontée alors qu'au centre de A2 la déformation se traduit par un approfondissement des isothermes. Le front séparant C4 et A2 est également visible sur cette figure, de même que la structure en spirale des tourbillons qui se traduit sur cette figure par la présence de "langues d'eau" plus chaudes dans les tourbillons. Avec la restratification apparaît une thermocline saisonnière dont la profondeur ne semble pas affectée par la nature des tourbillons.

Le maximum des courants horizontaux est associé à la position du front de SST (Fig 2.6). Par ailleurs, comme déterminé d'après les données (Le Cann *et al.*, 2005), les vitesses horizontales (ici de surface) sont beaucoup plus fortes en périphérie qu'au centre des tourbillons où elles sont quasi-nulles (Fig 2.6).

2.2.1.3 Vitesses verticales

Les vitesses verticales présentent un intérêt particulier du point de vue de l'étude du fonctionnement de l'écosystème pélagique car, par le biais du transport vertical de nutriments, elles peuvent influencer sur la production primaire. La figure 2.8 présente l'évolution de la distribution des vitesses verticales à 50m de profondeur, en relation avec le champ de vorticité relative de surface.

Les vitesses verticales sont maximales au niveau des fronts (en accord avec les études de Lévy *et al.*, 2001 ; Lévy et Klein, 2004) où elles atteignent des valeurs de l'ordre de 10m/j. Ces maxima de vitesses verticales le long des fronts indiquent une corrélation avec les champs

de vorticit . Ces vitesses sont n anmoins faibles au regard de pr c dentes  tudes r alis es en Atlantique Nord (Pollard et R gier, 1992) mais corroborent celles obtenues avec un autre mod le 3D r alis  dans le cadre du projet POMME (Giordani *et al.*, 2005). Aucune estimation provenant des flotteurs mis   l'eau pendant les campagnes POMME n'est actuellement disponible.

Une section de vitesse verticale, trac e   19.25 W, montre des vitesses maximales au niveau des fronts, qui s'organisent en dip le (Fig 2.9). Mais des vitesses verticales apparaissent  galement en p riph rie des tourbillons au niveau des filaments int gr s par les tourbillons.

2.2.1.4 Profondeur de couche de m lange

La profondeur de couche de m lange pr sente un int r t particulier pour la biologie   travers le m lange des organismes (qui conditionne la lumi re qu'ils re oivent) et des nutriments dans cette couche (*voir chapitre 1 page 19*). La p riode d' tude montre une transition de la profondeur de couche de m lange (MLD). C'est pendant cette p riode que se d roule la stratification printani re, au sein de la zone. Dans notre mod le, la MLD est une grandeur diagnostique d termin e selon un crit re de densit  ( cart de 0.01 kg/m³ par rapport   la densit  de surface) .

La moyenne de la MLD sur la zone varie de 145m, le 27 f vrier,   15m   la date du 10 avril lorsque la colonne d'eau est stratifi e   travers tout le domaine (Fig 2.10a). La MLD n'est cependant pas stationnaire apr s la stratification. En particulier, on note un approfondissement transitoire fin avril d    l'existence d'une temp te de forte intensit .

La figure 2.10a r v le, jusqu'  d but avril, un  cart important, en comparaison de l' volution temporelle, entre les valeurs minimale et maximale de MLD   la m me date. Cela signifie que, dans le domaine, la MLD ne varie pas seulement dans le temps mais  galement dans l'espace. Ces diff rences proviennent principalement du gradient Sud-Nord de MLD hivernale. Dans le mod le, ce gradient est introduit d s l'initialisation. De plus, la stratification n'intervient pas   la m me date pour les diff rentes latitudes : on observe un d calage

2.2 Dynamique au sein du domaine POMME et transport de traceurs passifs

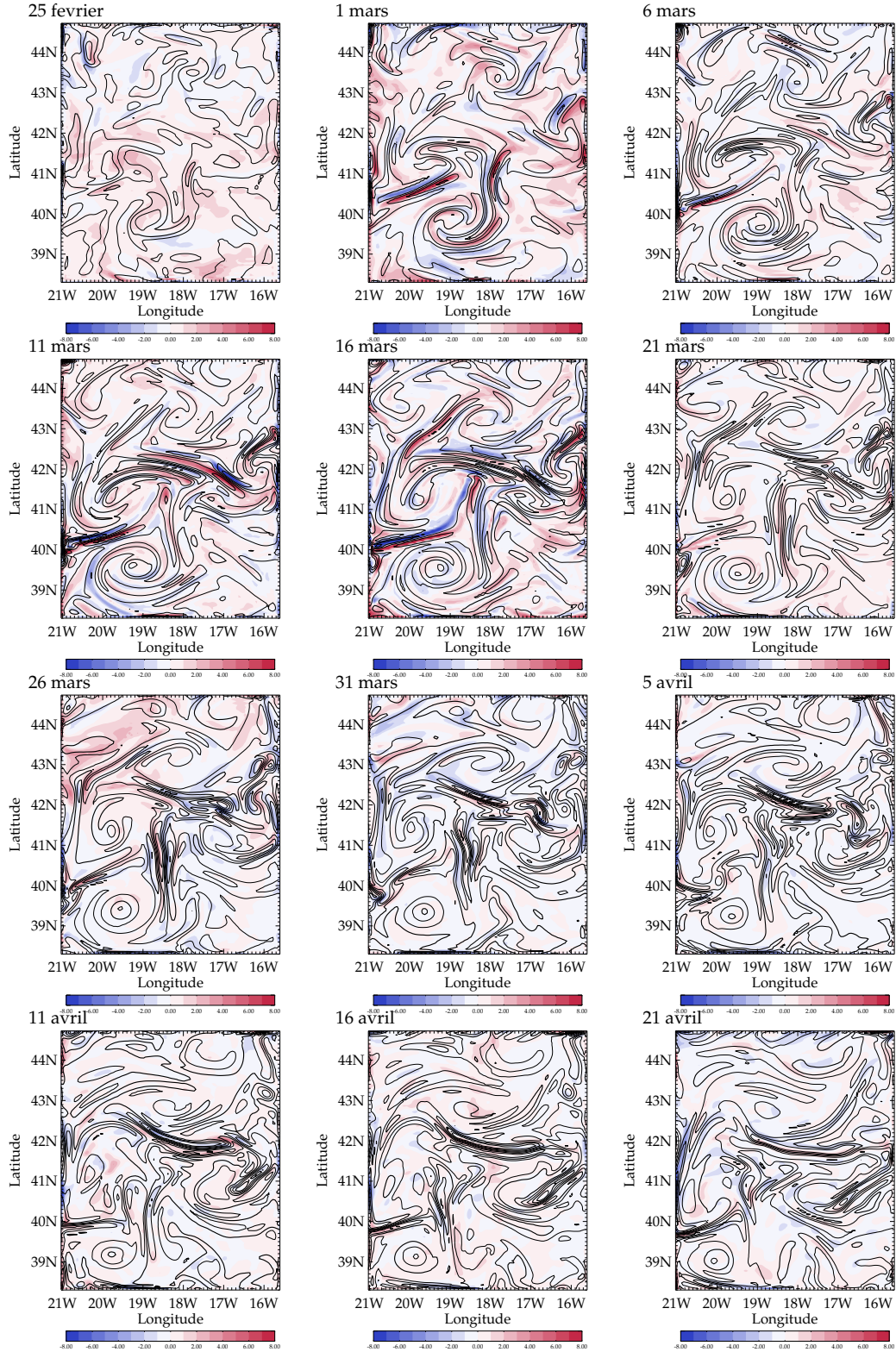


FIG. 2.8 – Evolution de la distribution de la vitesse verticale (en m/j) à 50 m de profondeur, avec en surimpression le champ de vorticité relative de surface

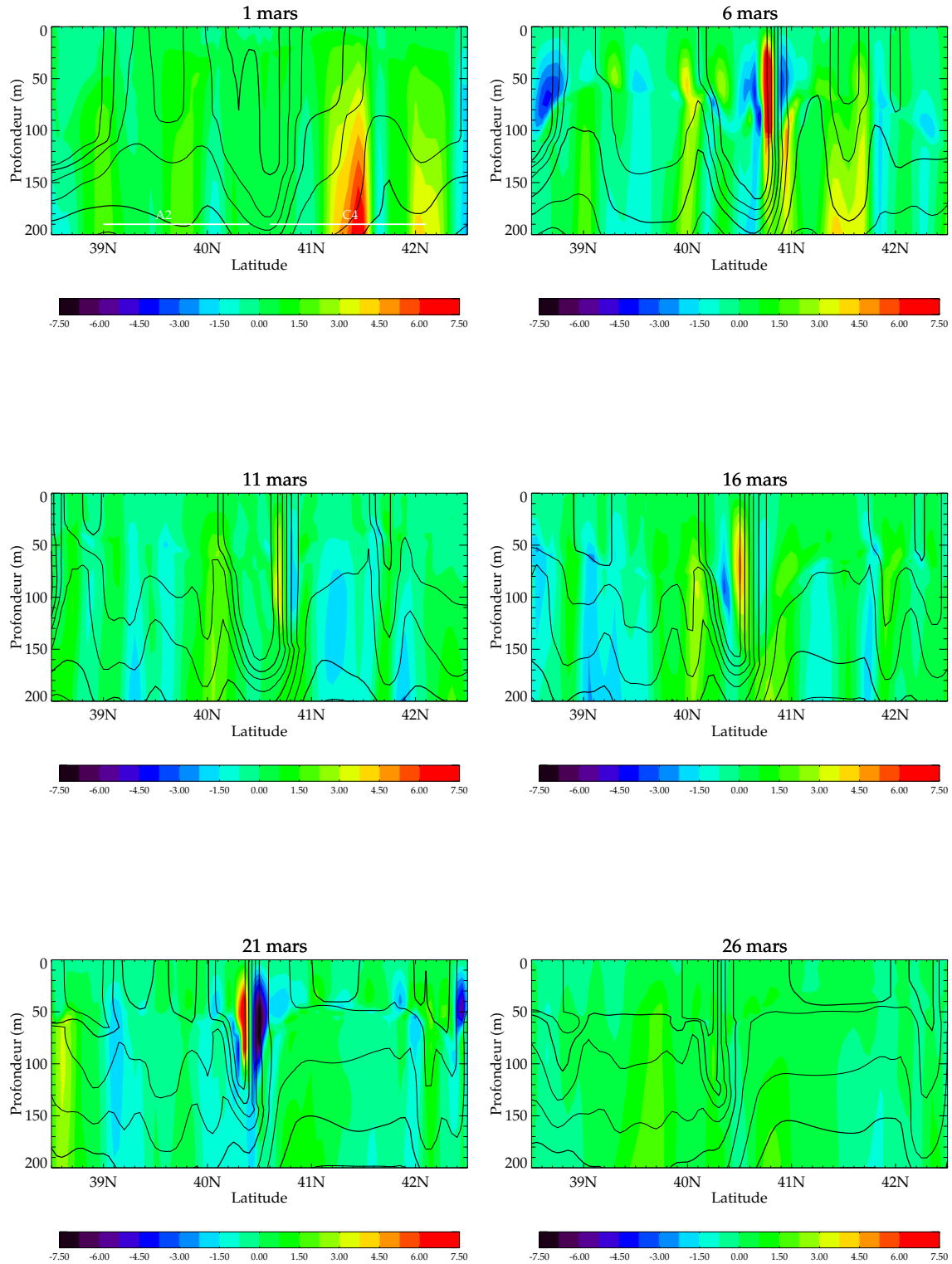


FIG. 2.9 – Sections méridiennes des champs de vitesse verticale (en m/j) et position des tourbillons A2 et C4, à 19.25°W. En surimpression (sous forme d'isolignes) est dessinée la section de température (en °C, intervalle=0.3°C)

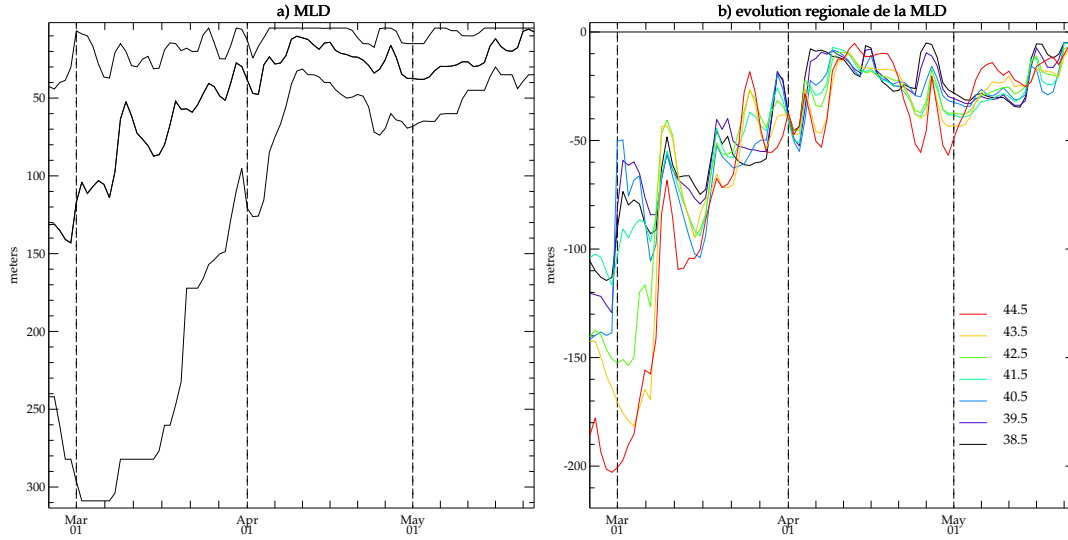


FIG. 2.10 – Evolution de la MLD moyenne (a) sur tout le domaine, encadrée des valeurs minimum et maximum, et (b) à chaque latitude

temporel de près de deux semaines entre le sud et le nord du domaine (Fig 2.10b). A 38.5° N (courbe noire), la MLD atteint une profondeur de 80m le 2 mars ; à 44.5° N (courbe rouge), cette profondeur n'est atteinte que le 12 mars.

Il est aussi possible d'observer sur la zone, une variabilité de la MLD à petite et moyenne échelle.

La variabilité spatiale de la MLD apparaît fortement conditionnée par la présence et la position des structures mésoéchelles (Fig 2.11). Après l'initialisation, la dynamique à petite échelle est progressivement générée. A l'exception notable de l'extrême nord du domaine, au cours de la période de stratification, les maxima de MLD se situent au niveau des fronts séparant les structures tourbillonnaires. Cette distribution est également décrite par Giordani *et al.* (2005) dans le cas d'un autre modèle 3D. La variabilité de la MLD est donc particulièrement importante à l'échelle filamentaire à partir du début de la stratification. Ainsi, à la date du 11 mars, on observe un écart de près de 100m de profondeur sur une distance de 20km séparant le bord du cyclone C4 (avec une MLD de 50m) du front C4/A2 (avec une MLD de 150m environ). Le contraste apparaît encore plus important à la date du 16 mars où les bords du tourbillon A7 présentent une MLD de 275m alors que dans les eaux environnant

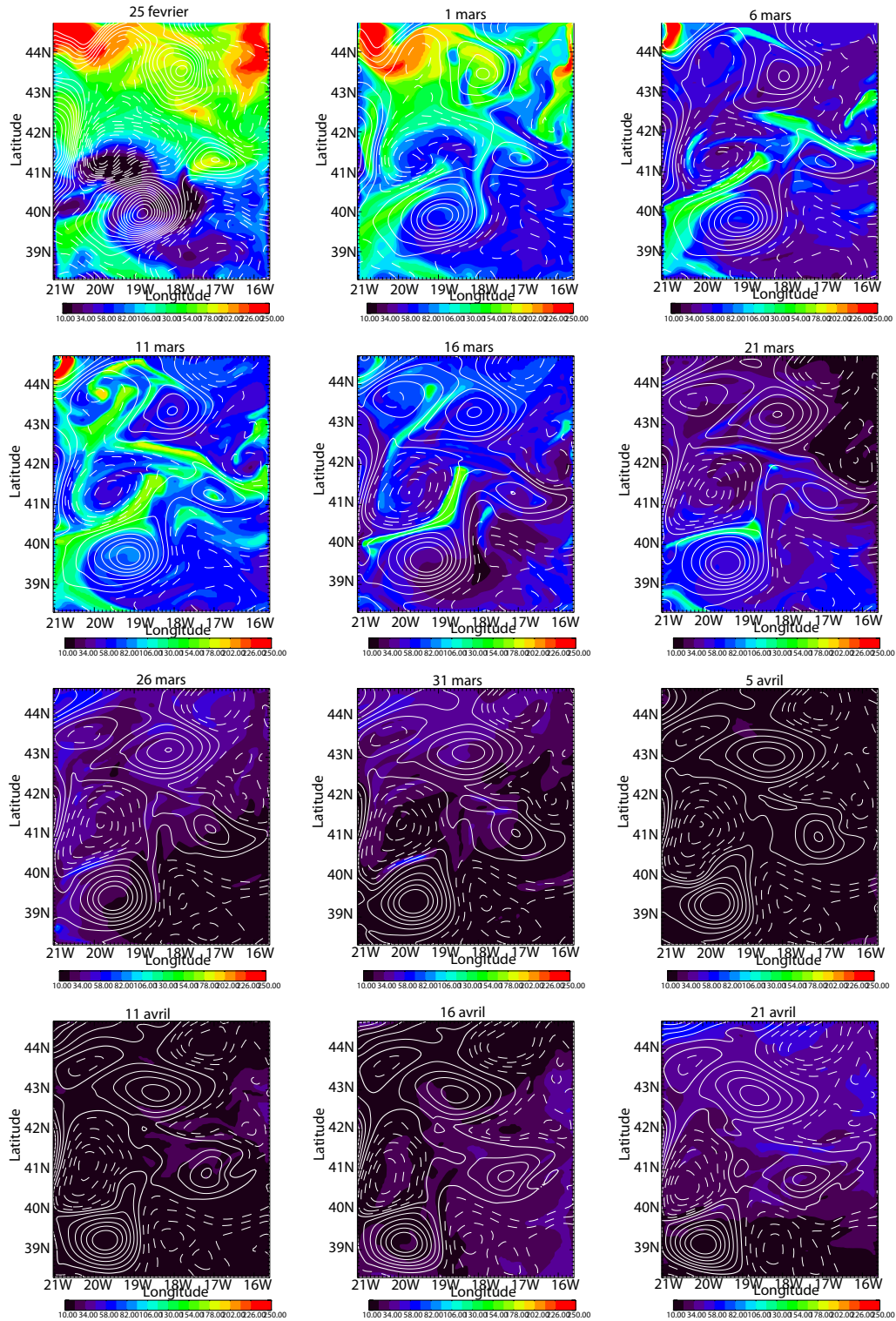


FIG. 2.11 – Evolution de la distribution de la MLD avec en surimpression les isolignes du champ de hauteur dynamique (en m^2s^{-2} , intervalle = $0.2m^2s^{-2}$). Les valeurs positives sont représentées par des isolignes en traits pleins, les valeurs négatives par des tirets.

A7 la MLD n'excède pas 130m. A compter du 31 mars, les écarts se réduisent, l'ensemble du domaine étant stratifié mais des maxima apparaissent encore à sub-mésoéchelle.

2.2.2 Transport de traceurs conservatifs

L'étude eulérienne des différentes variables dynamiques n'est pas suffisante pour appréhender la complexité du système 3D ainsi que la dimension temporelle qui fait le lien entre les caractéristiques actuelles d'une masse d'eau et les processus auxquels elle a été précédemment soumise.

Afin de comprendre l'impact de la dynamique sur les transports de traceurs, nous avons introduit des traceurs conservatifs dans le système dynamique. Ce travail vise donc à mieux cerner l'influence des interactions de l'ensemble des processus physiques passés et présents sur la distribution de traceurs passifs, dans une première étape, avant le couplage physique-biologie, pour comprendre la répartition des variables biologiques au sein de la zone POMME.

Notre étude portant pour partie sur l'influence de l'activité mésoéchelle sur le fonctionnement de l'écosystème, nous nous sommes focalisés sur le suivi des masses d'eau constituant les principales structures dynamiques du domaine (expérience 1) afin de déterminer leur cohérence au cours du temps et leur degré d'isolement par rapport aux eaux environnantes. Nous avons également réalisé une autre analyse basée sur les échanges existant entre les couches de surface et de subsurface (expérience 2) car ces processus interviennent dans l'alimentation de la couche euphotique en nutriments.

2.2.2.1 Histoire et évolution des tourbillons : Expérience 1

Les traceurs sont injectés une seule fois, au début de la simulation en différents points du domaine. Nous choisissons de placer ces traceurs dans trois structures tourbillonnaires : A2, C4 et A1. Les structures A2 et C4 se sont distinguées dans les champs des variables dynamiques comme étant les structures respectivement cyclonique et anticyclonique les plus actives du domaine d'étude et leur proximité laisse présager une interaction, ce qui ajoute à l'intérêt de cette étude. Le tourbillon A1, quant à lui, s'est distingué dans les mesures *in*

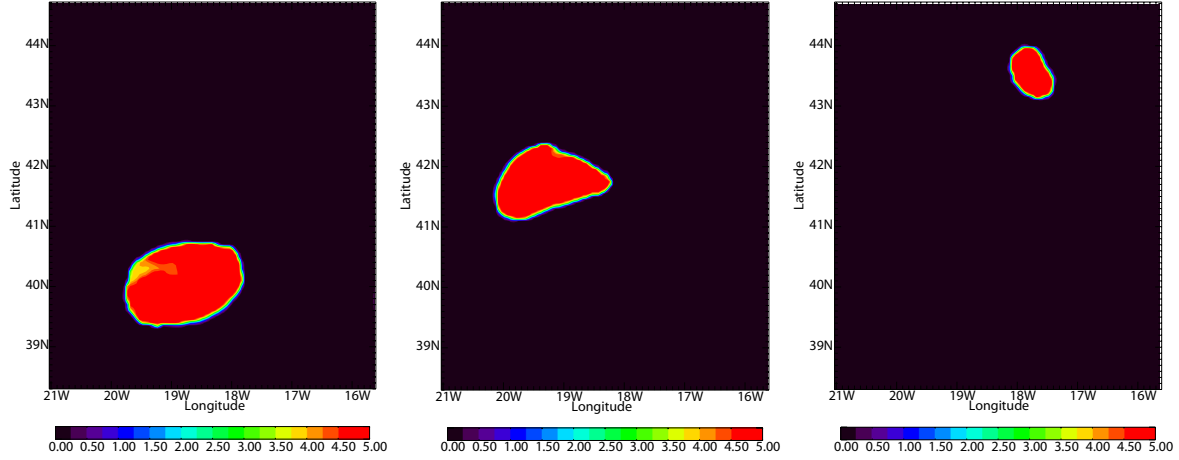


FIG. 2.12 – Concentrations de traceurs conservatifs au sein de trois tourbillons :a) A2, b) C4 et c) A1, à l'initialisation (en mmol m^{-3}).

situ comme ayant un comportement très particulier, stationnaire avec un fort isolement vis à vis des eaux extérieures (Le Cann *et al.*, 2005 ; Gascard, communication personnelle), ce qui entraîne un fonctionnement spécifique de l'écosystème pélagique (Fernandez *et al.*, 2005 ; Leblanc *et al.*, 2005).

Les traceurs sont répartis de manière homogène dans les tourbillons (Fig 2.12), leur concentration est nulle à l'extérieur de ces zones d'injection.

Les structures à mésoéchelle pouvant être détectées à partir de la hauteur de la surface de la mer (Siegel *et al.* 1999 ; Rhines, 2001 ; Le Cann *et al.* 2005), la délimitation des tourbillons qui correspondent aux zones d'injection est définie en fonction des valeurs de hauteur dynamique et l'introduction de traceur est faite sur toute la profondeur de couche de mélange. Cette profondeur est, à l'initialisation, de 150m dans A2, 120m dans C4 et 150m dans A1.

Nous avons fixé pour tous les tourbillons une même valeur seuil de hauteur dynamique (SSH) : $\pm 0.6 \text{ m}^2\text{s}^{-2}$ (soit environ 6,1cm dynamiques). Sur la base de ce critère nous effectuons un suivi lagrangien des tourbillons et de la quantité de traceurs qu'ils contiennent.

A l'issue d'un mois et demi de simulation, il apparaît que les trois structures ont toutes perdu une partie de la quantité de traceurs qu'elles contenaient initialement mais que cette fraction est variable selon les structures (Fig 2.13). En un mois et demi, l'anticyclone A1 a échangé 26% du traceur qu'il contenait avec les eaux environnantes, comme le cyclone C4.

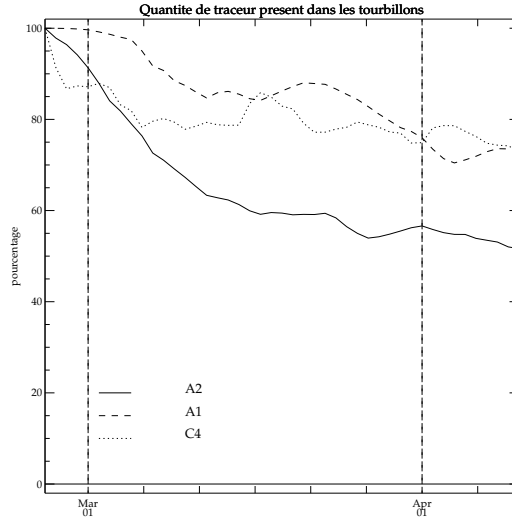


FIG. 2.13 – Evolution de la quantité de traceur au sein des tourbillons A2, C4 et A1 (exprimée en terme de pourcentage de la quantité initiale.)

L'anticyclone A2 a perdu 45% du traceur qu'il contenait. Les tourbillons représentés ici ne semblent donc pas présenter le même niveau de connexion avec les eaux environnantes.

Ces résultats font référence à l'aire des tourbillons délimitée par le critère de SSH de $\pm 0.6 \text{ m}^2 \text{ s}^{-2}$. Cette aire varie en fonction du temps ce qui influe sur les bilans de traceurs. Par ailleurs, cette valeur de hauteur dynamique ne correspond pas précisément à la délimitation physique du tourbillon. En effet, pour chaque tourbillon, l'amplitude de la hauteur dynamique varie au cours du temps et une hauteur dynamique donnée ne permet pas de représenter sur la durée la limite d'un tourbillon.

Considérant que les aires des trois tourbillons diffèrent et varient en fonction du temps, l'étude de la quantité de traceur prend en compte la variation initiale de quantité de traceur dans chaque tourbillon et la variation de surface de ces tourbillons en fonction du temps. Dans ces conditions, l'étude de la variation de concentration moyenne de traceur dans chaque tourbillon nous permet de nous affranchir de ces facteurs de fluctuation. En effet, la concentration représente le rapport de quantité de traceur sur la surface et elle est initialisée de manière homogène et identique dans les trois tourbillons.

Sur une durée d'un mois et demi, les concentrations dans A1 et A2 sont relativement stables.

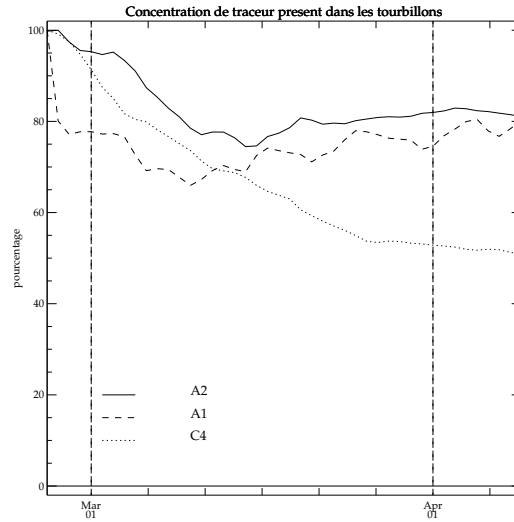


FIG. 2.14 – Evolution de la concentration moyenne de traceur au sein des tourbillons A2, C4 et A1

La concentration dans C4 montre une légère diminution (Fig 2.14).

Cette étude prouve que les tourbillons à mésoéchelle ne sont pas parfaitement isolés horizontalement. Néanmoins, les structures anticycloniques retiennent davantage les masses d'eau qu'elles contiennent que les tourbillons cycloniques. Ces résultats sont en accord avec les observations de Le Cann *et al.* (2005), qui ont suivi les tourbillons de la zone à l'aide de flotteurs, ainsi qu'avec la conception que l'on a généralement de ces structures.

Les tourbillons anticycloniques et cycloniques sont parfois considérés comme des zones, respectivement, de convergence et de divergence. Ces processus sont associés à des transports verticaux descendants ou ascendants.

Afin de déterminer si les traceurs introduits dans les tourbillons ont été transportés par advection verticale, des bilans de quantité de traceur ont été effectués sur la profondeur d'injection des traceurs au sein des tourbillons, c'est à dire sur la profondeur initiale de couche de mélange dans les tourbillons (Fig 2.15). On constate que les traceurs sont peu transportés sur la verticale que ce soit à l'intérieur des structures ou dans les eaux environnantes. La structure pour laquelle le maximum de traceur est transporté sous la couche de mélange initiale est l'anticyclone A1, mais cela ne représente que 1% de la quantité totale de traceur introduite dans le tourbillon. Cette proportion est inférieure (0.3%) à l'extérieur du tour-

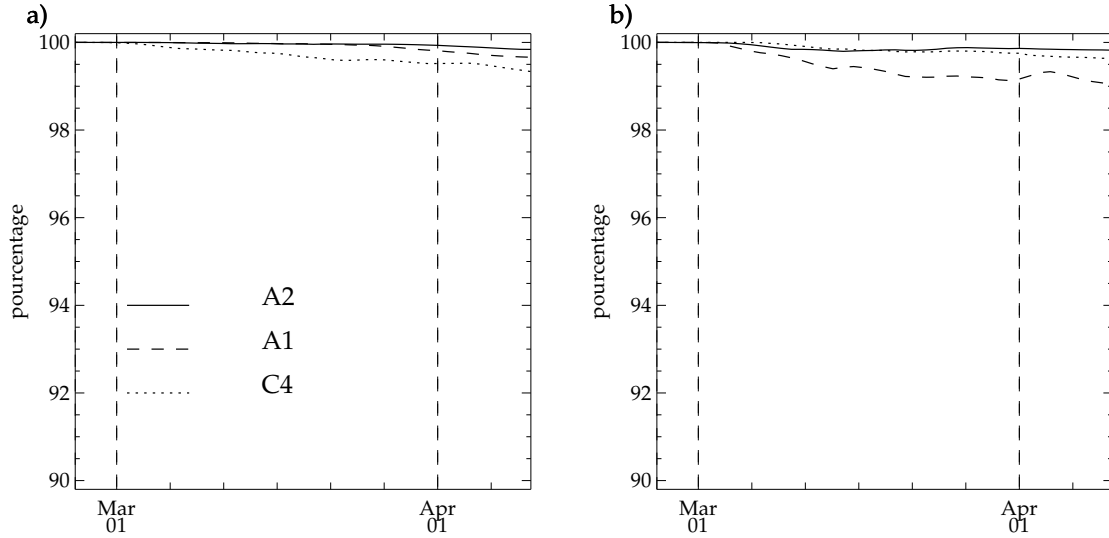


FIG. 2.15 – Evolution de la quantité de traceur (exprimée en terme de pourcentage de la quantité initiale) sur la profondeur initiale de couche de mélange (a) Hors des structures tourbillonnaires, (b) dans les structures tourbillonnaires.

billon. Pour les structures C4 et A2 le transport sur la verticale au delà de la profondeur maximale de couche de mélange (au sein du tourbillon) est inférieur à 0.5%.

Malgré la relative “longévité” de ces structures, les tourbillons présents sur la zone ne sont pas des structures strictement isolées horizontalement des eaux environnantes. En effet, elles échangent des parcelles de fluides à travers des filaments avec les eaux environnantes. Ces résultats numériques sont en accord avec les observations réalisées par Le Cann *et al.* (2005). Les échanges verticaux au delà de la couche de mélange initiale au sein de ces structures sont quasi inexistantes. Les phénomènes de convergence sont donc faibles voire inexistantes pour tous les tourbillons étudiés.

Cette analyse des transports verticaux de traceurs provenant des tourbillons mérite d’être approfondie et l’étude est généralisée à l’ensemble du domaine.

2.2.2.2 Echanges verticaux : Expérience 2

La MLD montre une variabilité à méso et sub-méso échelle qui laisse supposer que les échanges par diffusion sur la verticale diffèrent sur l’horizontale à travers la zone. Nous nous sommes penchés sur cette question en introduisant un traceur uniquement en dessous d’une

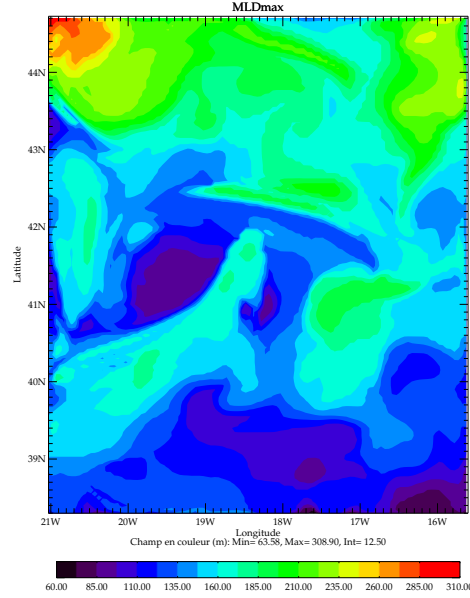


FIG. 2.16 – Profondeur maximale de couche de mélange atteinte en chaque point du domaine
profondeur seuil de 90m, sur l'ensemble du domaine d'étude.

Expérience 2a : Injection de traceur à l'initialisation

Le traceur se distribue rapidement, en surface, selon un gradient Sud-Nord en accord avec celui observé pour la MLD (Fig 2.17). Par ailleurs, des zones dépourvues de traceur en surface sont mises en évidence, il s'agit de zones où la MLD est inférieure à la profondeur seuil même en hiver (Fig 2.16). Les eaux pauvres en traceur se trouvent rapidement limitées aux principaux tourbillons de la zone : C4, C7 et A2 (les eaux ambiantes étant davantage soumises aux phénomènes de mélange et d'advection horizontale).

La comparaison avec l'évolution de la distribution de la MLD sur la zone montre que la distribution du traceur en surface ne dépend pas de la profondeur instantanée de la couche de mélange (Fig 2.11) mais de la profondeur maximale à laquelle a été mélangée la masse d'eau (Fig 2.16). La distribution des traceurs est donc liée à l'histoire de la masse d'eau c'est à dire aux processus dynamiques auxquels elle a été soumise. Dans notre modèle, la faible profondeur maximale de couche de mélange décrite au sein des tourbillons C7, C4 et A2 est

directement issue de l'initialisation. Elle résulte donc d'une histoire que nous ne connaissons pas.

Le transport de ce traceur sur la verticale est ici, principalement dû au mélange vertical, jusqu'à la mi-mars, le phénomène d'advection verticale n'intervient que marginalement car il s'agit d'un processus très local (Fig 2.18).

Expérience 2b Afin de compléter notre étude et de définir le rôle de l'advection verticale après la stratification, nous avons renouvelé notre expérience en injectant le traceur à la même profondeur à la date du 10 avril, date à laquelle la colonne d'eau est stratifiée ; la couche de surface étant de nouveau totalement dépourvue de traceur (Fig 2.19).

La figure 2.19 révèle que le traceur est quasi-absent de la surface. Il se distribue de manière très locale au niveau des filaments à sub-méso échelle. L'advection verticale joue donc un rôle d'approvisionnement de la couche de surface après la stratification mais de manière très locale et transitoire, étant associée à une échelle filamentaire.

Le transport vertical de traceur vers la surface se fait principalement à travers le mélange vertical hivernal. L'advection verticale n'influe que peu, en moyenne, sur la remontée de traceur dans la couche de surface. Ses interventions sont très localisées.

2.2.3 Synthèse

Nous avons montré dans cette première section que les différentes variables dynamiques s'organisent toutes selon plusieurs échelles spatiales. Le modèle ne représentant pas un état stationnaire leurs distribution évoluent également en fonction du temps. A grande échelle, il existe un gradient de MLD et de SST dû à l'initialisation et aux échanges de chaleur. De plus, le modèle décrit une forte variabilité à méso et sub-mésoéchelle. Ces échelles de variabilité apparaissent à la fois sur la distribution horizontale et verticale des grandeurs dynamiques.

Les interactions des différents processus dynamiques conditionnent la distribution des traceurs dans la couche de surface. C'est ce que montre l'utilisation de traceurs conservatifs. L'expérience 1 révèle que les tourbillons étudiés ne présentent pas un isolement complet par rapport aux eaux ambiantes avec lesquelles ils échangent tous une quantité non négligeable de

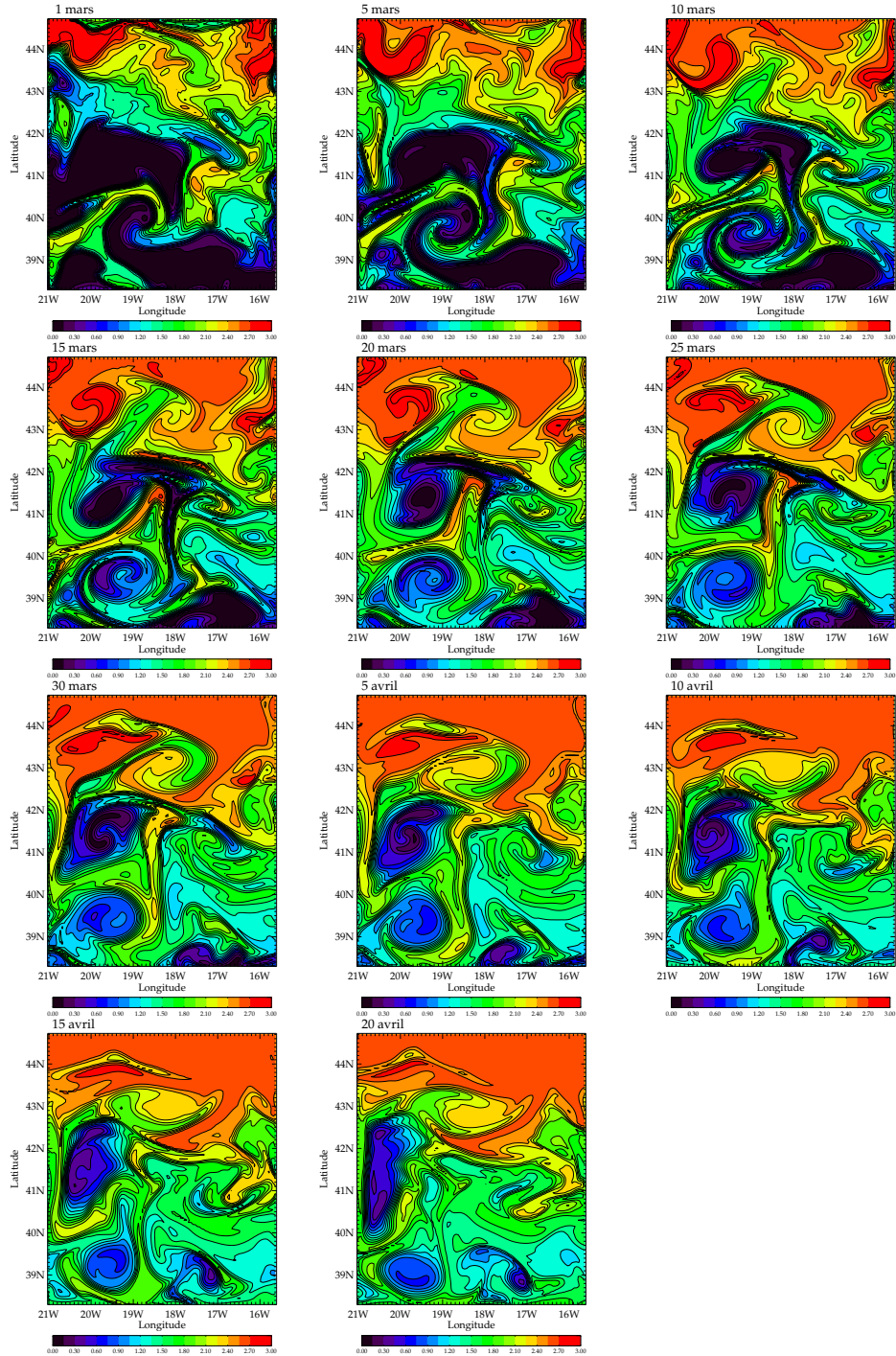


FIG. 2.17 – Evolution de la distribution de surface d'un traceur conservatif introduit en subsurface (sous la profondeur de 90m)

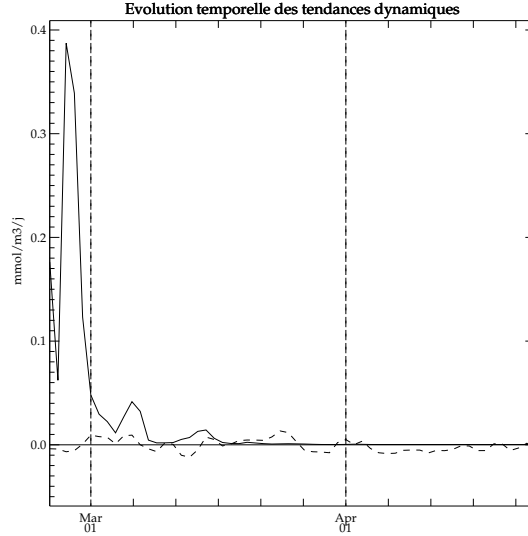


FIG. 2.18 – Evolution des flux dynamiques associés à un traceur conservatif injecté initialement en subsurface (en $\text{mmol m}^{-3} \text{j}^{-1}$). Traits pleins = diffusion verticale, tirets = advection verticale

traceurs. Il semble donc exister autour des tourbillons une barrière “perméable” qui maintient un isolement relatif des tourbillons. Bien que la différence entre cyclone et anticyclone soit peu marquée dans notre étude, le cyclone C4 est plus perméable que les anticyclones. L’expérience 2 indique que la variabilité de la profondeur maximale de couche de mélange contraint fortement les échanges hivernaux avec la subsurface. Après la stratification, qui se déroule au cours du mois de mars, le mélange n’intervient plus sur ces échanges. A l’inverse, le rôle relatif de l’advection verticale, bien que très localisée dans le temps et dans l’espace, est maximum quand la colonne d’eau est stratifiée. Les tourbillons présentent une faible concentration en traceur en surface. Cette concentration indique à la fois l’isolement vertical de ces structures et la conservation dans le temps de leurs caractéristiques qui traduit leur isolement relatif sur l’horizontale.

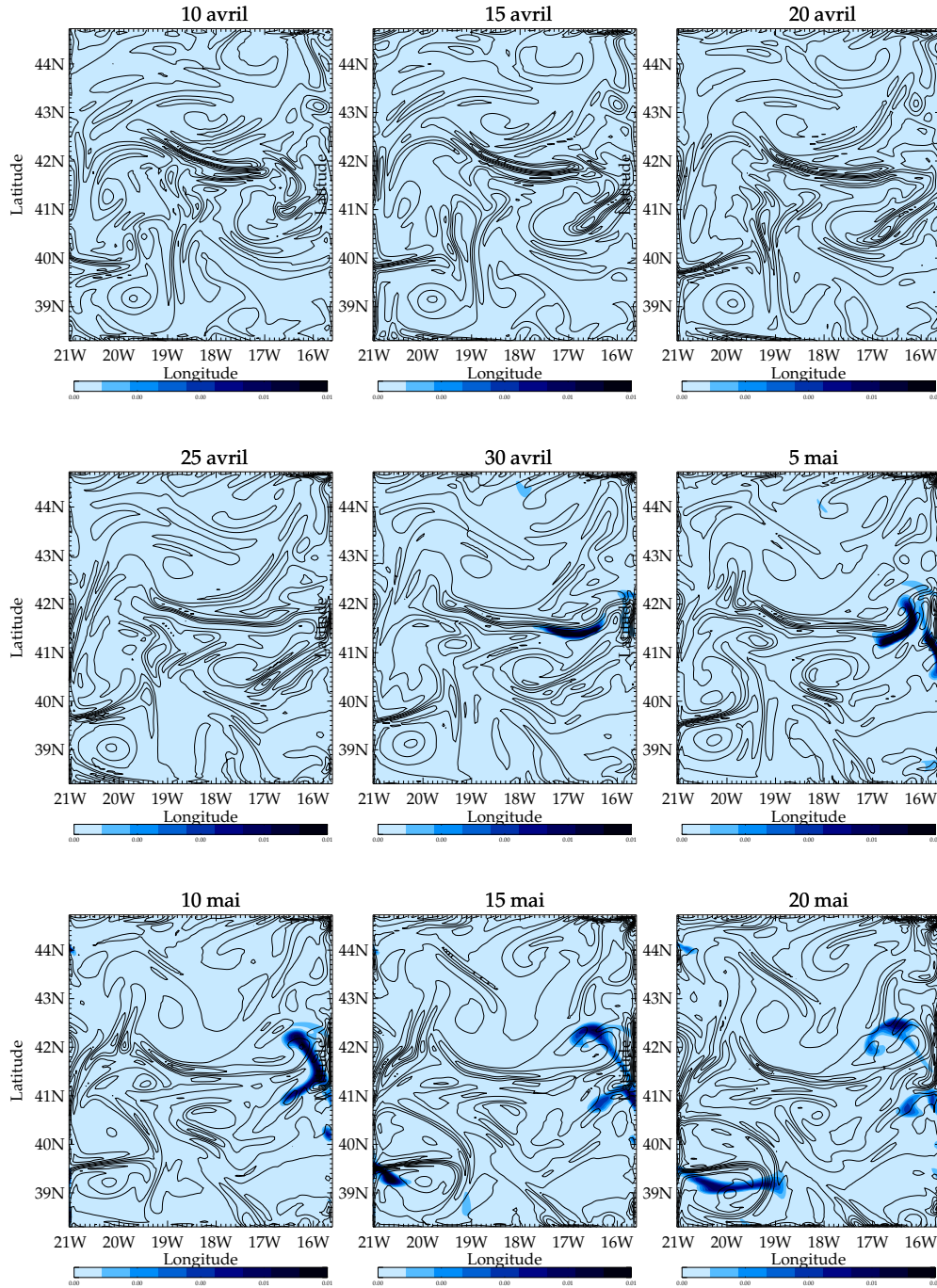


FIG. 2.19 – Evolution de la distribution de surface d'un traceur conservatif introduit uniquement en subsurface (sous 90m) à la date du 10 avril. Champ de vorticité relative représentée sous forme d'isolignes.

Chapitre 3

Variabilité simulée de l'écosystème planctonique dans la zone POMME

Introduction

Dans le chapitre précédent, nous avons décrit le contexte dynamique de notre étude et comment les processus physiques intervenaient sur la distribution de traceurs conservatifs. Forts de ces informations, nous nous penchons maintenant sur l'évolution et la répartition, tant horizontale que verticale, des principaux traceurs biogéochimiques et de l'activité biologique dans laquelle ils interviennent.

Pour cela, la configuration dynamique est couplée avec le modèle biogéochimique complexe décrit dans la première partie de ce manuscrit.

Les nitrates et les silicates ont été initialisés sur la base des données récoltées au cours de la campagne P1L1 et interpolées à l'ensemble du domaine (Fig 3.1). Les autres variables biogéochimiques ont toutes été initialisées de manière homogène sur l'horizontale de manière à reproduire les concentrations moyennes observées sur le domaine. Sur la verticale, elles ont été initialisées selon un même profil. Ce profil vertical correspond au profil moyen de la chlorophylle mesurée pendant P1L1, en moyenne sur le domaine.

Les variables phytoplanctoniques, définies en terme de biomasse, ont été initialisées de façon à reproduire une quantité de chlorophylle totale réaliste (quantité estimée à partir des données de P1L1).

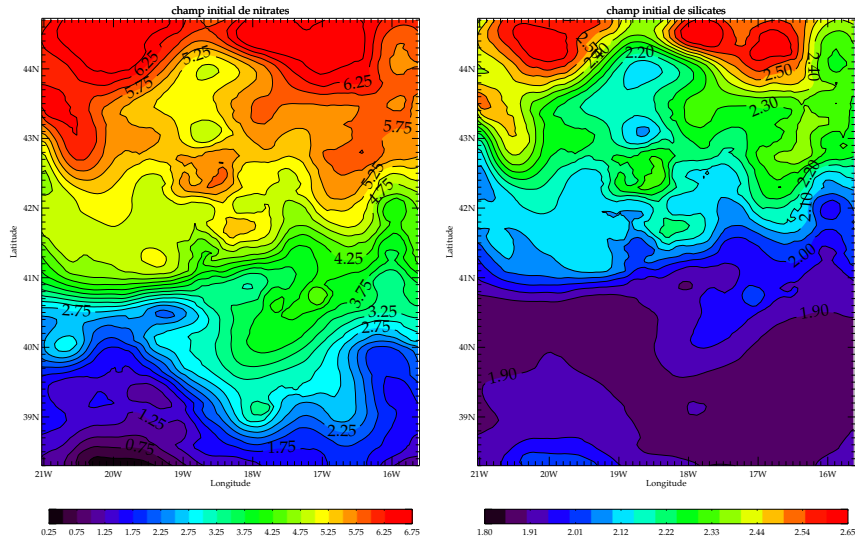


FIG. 3.1 – Champs initiaux de nitrates (en mmolN/m^3) et de silicates (en mmolSi/m^3) de surface.

TAB. 3.1 – Valeurs de surface à l'initialisation pour les principales variables du modèle biogéochimique

Variables	Valeurs en mmolN/m^3
phytoplancton (pour chaque groupe)	0.14
zooplancton (pour chaque groupe)	0.05
bactéries	0.25
ammonium	0.06
DSM	0.05
DME	0.005
DOL	0.05
DOS	0.10
DOR	3.0

Dans le cas du phyto et du zooplancton, la biomasse totale a été répartie de manière égale entre les trois classes de taille.

Un rappel est effectué sur les traceurs biogéochimiques au niveau des frontières ouvertes du modèle. Dans le cas des nitrates, ce rappel s'effectue vers une interpolation linéaire entre les données de P1L1 et de P2L1 jusqu'au 4 avril ; après cette date les valeurs aux frontières Nord et Sud sont considérées égales à la valeur de la moyenne zonale aux frontières du domaine interne. Pour les autres variables, le rappel se fait vers la moyenne zonale durant toute

la durée de la simulation.

Une première partie est consacrée à l'étude des différentes échelles de variabilité du système, tant temporelles que spatiales. Elle se base sur l'étude systématique de la distribution des éléments limitant la PP (nutriments et lumière), de la chlorophylle (totale et répartie entre les trois groupes) et des flux de production.

Dans une seconde partie, nous nous intéressons aux phénomènes à travers lesquels les processus dynamiques influencent le fonctionnement du système et tentons de quantifier cette influence.

3.1 Distribution des traceurs et flux biogéochimiques

Nous décrivons dans cette section la variabilité temporelle et spatiale des stocks biologiques et des flux associés. Tout d'abord, nous étudions leur évolution moyenne puis y associons la variabilité spatiale et essayons de déterminer les processus dynamiques qui y sont associés.

3.1.1 Evolution temporelle globale

3.1.1.1 Evolution moyenne

Nous considérons, ici, l'évolution temporelle, en moyenne sur le domaine, des principaux stocks et flux relatifs à la PP et à la structuration de l'écosystème. La comparaison avec les données issues de l'échantillonnage réalisé au cours des différentes campagnes POMME permet d'effectuer une validation de notre modèle.

Cette évolution temporelle montre des concentrations de NO_3 relativement bien simulées (Fig 3.2). Les concentrations de nitrates sont plus fortes que celles simulées par la configuration 1D à cette période. Ce décalage peut s'expliquer en partie par l'initialisation réalisée à partir des données de P1L1 dans le cas du modèle 3D. Néanmoins, le modèle produit un léger déficit de nitrates qui pourrait s'expliquer par une utilisation rapide de nitrates, un recyclage lent de la matière organique ou des apports verticaux faibles. Ce défaut semble

3.1 Distribution des traceurs et flux biogéochimiques

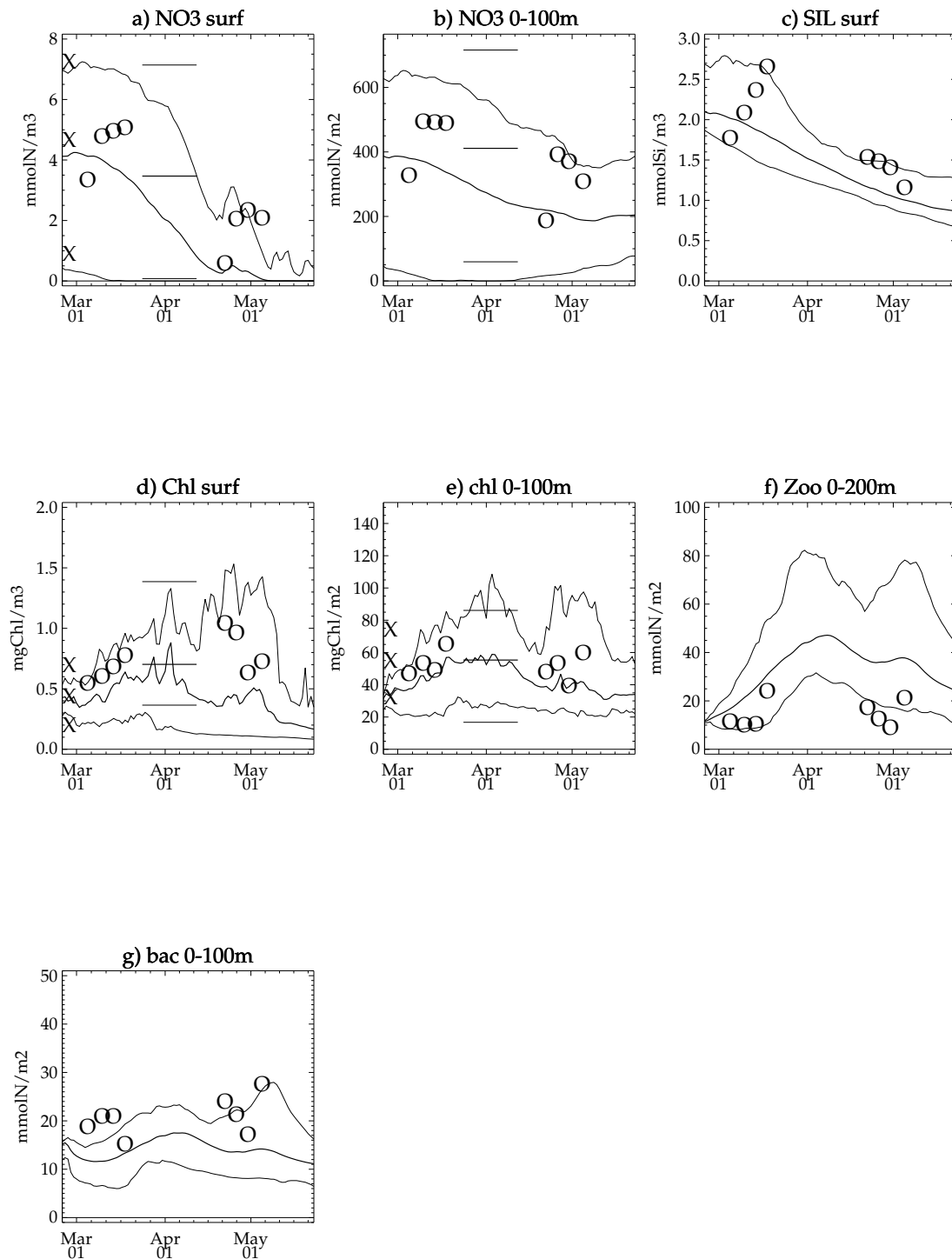


FIG. 3.2 – Evolution temporelle des principales variables biologiques (valeur moyenne encadrée des valeurs minimum et maximum) : (a) Nitrates de surface, (b) Nitrates intégrés (sur 100m), (c) Silicates de surface, (d) Chlorophylle de surface, (e) Chlorophylle intégrée, (f) Zooplancton intégré (sur 200m), (g) Bactéries intégrées. Les courbes en trait plein représentent les valeurs simulées (valeur moyenne encadrée des valeurs minimum et maximum). Les croix indiquent les données de P1L1 (valeur moyenne encadrée des valeurs minimum et maximum). Les barres horizontales représentent les moyennes, minimum et maximum des données de P2L1, les cercles indiquent les données de L2 (P1L2 et P2L2)

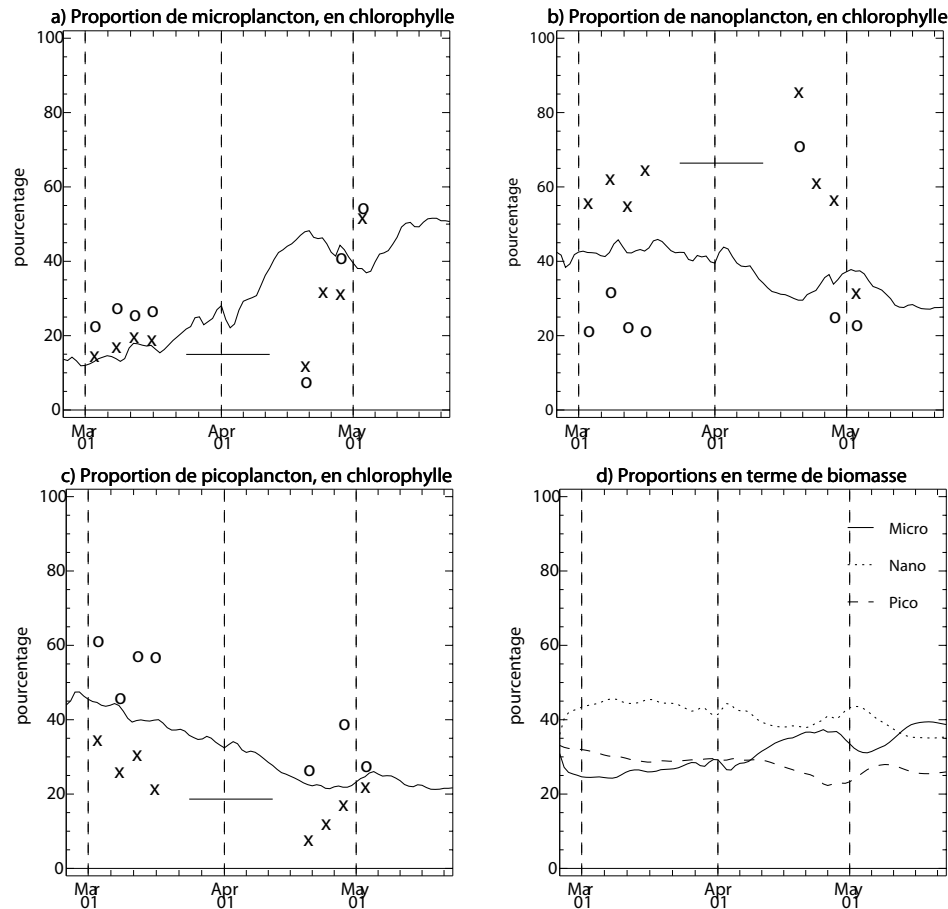


FIG. 3.3 – Evolution temporelle moyenne des proportions des différentes classes phytoplanctoniques dans la chlorophylle totale. (a) Microphytoplancton, (b) Nanophytoplancton et (c) Picophytoplancton et (d) en terme de biomasse. Barre horizontale = données de P2 Leg 1, Croix = données de Leg 2 obtenues par HPLC, Cercles = données de Leg 2 obtenues par filtration

inhérent à notre modèle biologique.

Les silicates présentent également une diminution de concentration du fait de l'assimilation par les diatomées. Cette utilisation conduit à des concentrations sous-estimées en comparaison des données de P2L2.

La concentration de Chla semble relativement bien reproduite à la fois en surface et sur les 100 premiers mètres de la colonne d'eau. Elle décrit une efflorescence printanière d'amplitude modérée (chlorophylle de surface inférieure à $1\text{mgChl}/\text{m}^3$) qui montre un maximum au début du mois d'avril.

La répartition de la chlorophylle totale, sur les 100 premiers mètres de la colonne d'eau,

entre les différents compartiments phytoplanctoniques (Fig 3.3) décrite par le modèle se révèle être en bon accord avec les données (Claustre *et al.*, 2005, S. L’helguen communication personnelle). Elle montre une augmentation de la part du microphytoplancton dans la chlorophylle au cours du temps, minoritaire au début de la simulation, il domine à partir de mi-avril avec un pourcentage final de 50%. Le nanophytoplancton reste relativement stable, il ne varie qu’entre 27 et 40 % de la chlorophylle totale. La part du picophytoplancton diminue tout au long de la simulation pour aboutir à 20% de la chlorophylle totale contre 45% au début de la simulation. Il est à noter que les différences entre les proportions initiales des trois groupes qui sont visibles sur la figure 3.3 sont ici dues aux paramètres bio-optiques (en particulier au rapport C/Chl), la biomasse des trois groupes étant initialement égale.

Le zooplancton dans son ensemble montre une augmentation de biomasse entre P1 et P2 qui conduit à une concentration maximum au début du mois d’avril (Fig 3.2f). Cette évolution est cohérente avec les observations mais le modèle sur-estime la biomasse de zooplancton. Cette sur-estimation est néanmoins à nuancer car il existe une marge d’erreur dans le calcul de la biomasse à partir de données de biovolume.

La biomasse bactérienne reste relativement stable tout au long de la simulation (Fig 3.2g).

L’évolution de la production primaire (qui désigne, dans toute cette partie, l’absorption de nutriments par le phytoplancton) décrit le déroulement moyen du bloom sur la zone (Fig 3.4). Il présente deux pics, un premier à la fin du mois de mars puis un second pic à la fin du mois d’avril au cours de la phase de décroissance du bloom. Ce second pic peut être mis en relation avec l’augmentation de la concentration de nutriments en surface à cette période (Fig 3.2) due à l’existence d’une violente tempête ayant provoqué un approfondissement important de la MLD (surtout au nord du domaine). L’absorption de nutriments est bien décrite dans son ensemble. L’évolution du f-ratio montre une décroissance forte au cours de la simulation. Il présente des valeurs plus importantes que pour la configuration 1d, comme la concentration en nitrates à cette période.

La production bactérienne est relativement bien reproduite au cours de cette simulation.

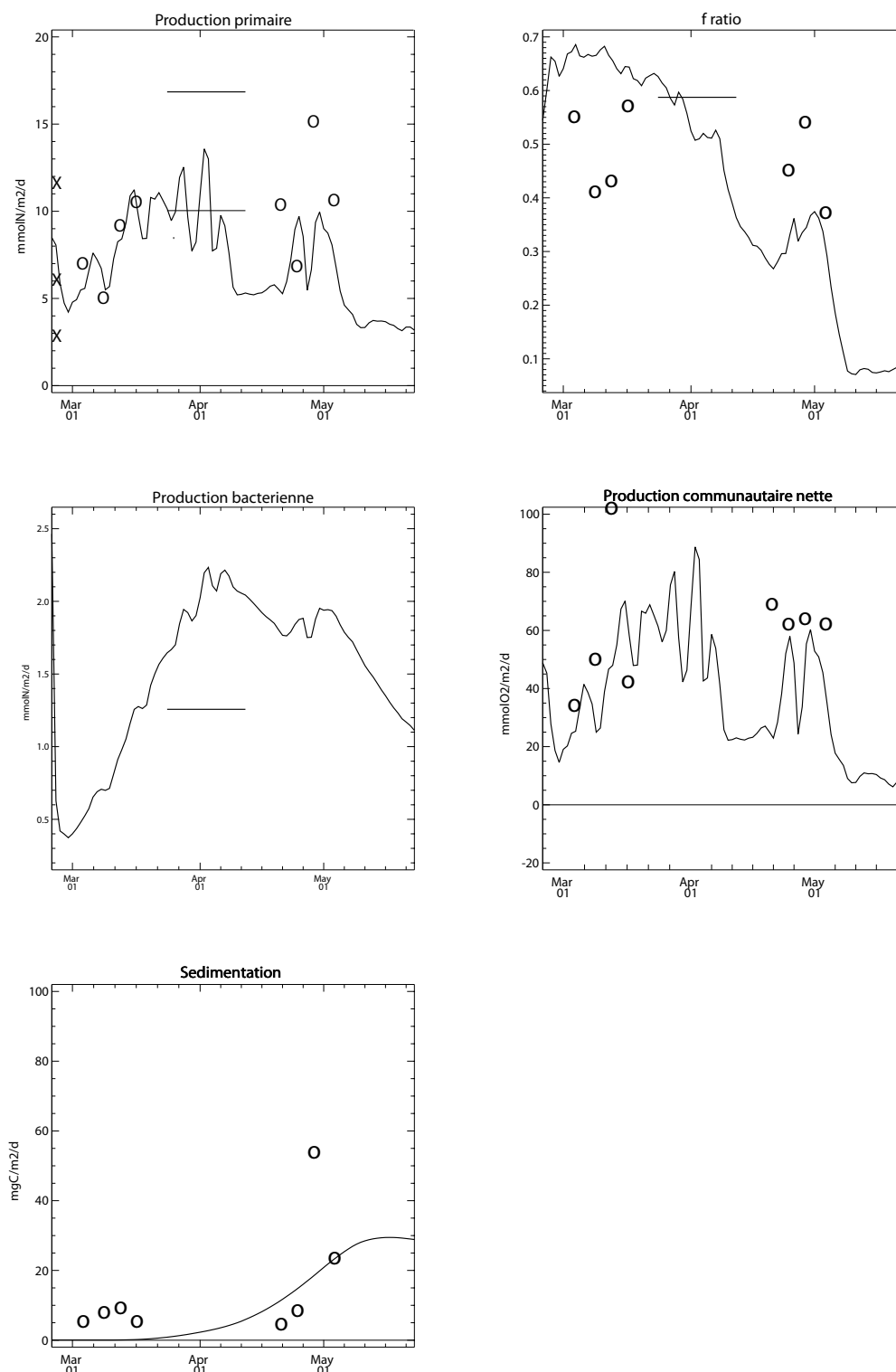


FIG. 3.4 – Evolution temporelle (a) de la production primaire, (b) du f-ratio, (c) de la production bactérienne, (d) de la production communautaire nette et (e) de la sédimentation à 400m, moyennés sur l'ensemble du domaine. Barre horizontale = données de Leg 1, cercles = données de Leg 2

La production communautaire nette (PCN) est définie comme la différence entre la production primaire et la respiration hétérotrophe (Odum, 1971). Le signe de ce flux nous informe sur le statut trophique de la zone d'étude (Serret *et al.*, 1999). La PCN montre des valeurs positives tout au long de la simulation (Fig 3.4d). Ces valeurs décrivent une communauté nettement autotrophe au cours du printemps comme l'ont montré les analyses réalisées à partir des données *in-situ* (Maixandeu *et al.*, 2005). Cet accord avec les données traduit une bonne représentation par le modèle des rapports entre production primaire, secondaire et bactérienne.

La sédimentation à 400m de profondeur simulée est sous-estimée au cours du mois de mars, du fait du profil d'initialisation des détritiques. Elle augmente au cours du mois d'avril et reproduit des valeurs mesurées par les trappes à cette profondeur (Guieu *et al.*, 2005).

Pour déterminer comment évolue notre système au cours du temps, nous comparons l'évolution des flux de production primaire (en noir), broutage (en rouge), mortalité du phytoplancton (en bleu clair), sédimentation à 200m (en bleu foncé), mortalité du zooplancton (en jaune) et reminéralisation de NH_4 (en vert) sur la figure 3.5a.

Le flux de broutage suit très fidèlement la production primaire sans décalage temporel apparent, comme le montre la corrélation temporelle de la figure 3.5b (trait plein). Le flux de régénération (représenté par la production d'ammonium) apparaît non négligeable tout au long de la simulation, avec des valeurs atteignant jusqu'à $12\text{mmolN/m}^2/\text{j}$. Le flux de sédimentation à 200m présente un important décalage temporel avec la PP totale. Ce décalage pourrait s'expliquer partiellement par la faible vitesse de chute des détritiques mais il traduit surtout la forte contribution du zooplancton à cette sédimentation. L'analyse de la corrélation temporelle entre les différents flux de mortalité et la sédimentation montre que la corrélation temporelle entre mortalité du zooplancton et sédimentation est maximale pour un délai de 5 à 10 jours (courbe rouge) alors que le délai est de 25 jours entre mortalité du phytoplancton et sédimentation (courbe bleue). Le flux de sédimentation semble donc principalement dû à la mortalité du zooplancton. Au sein du phytoplancton, les diatomées participent davantage à ce flux de sédimentation que les autres groupes.

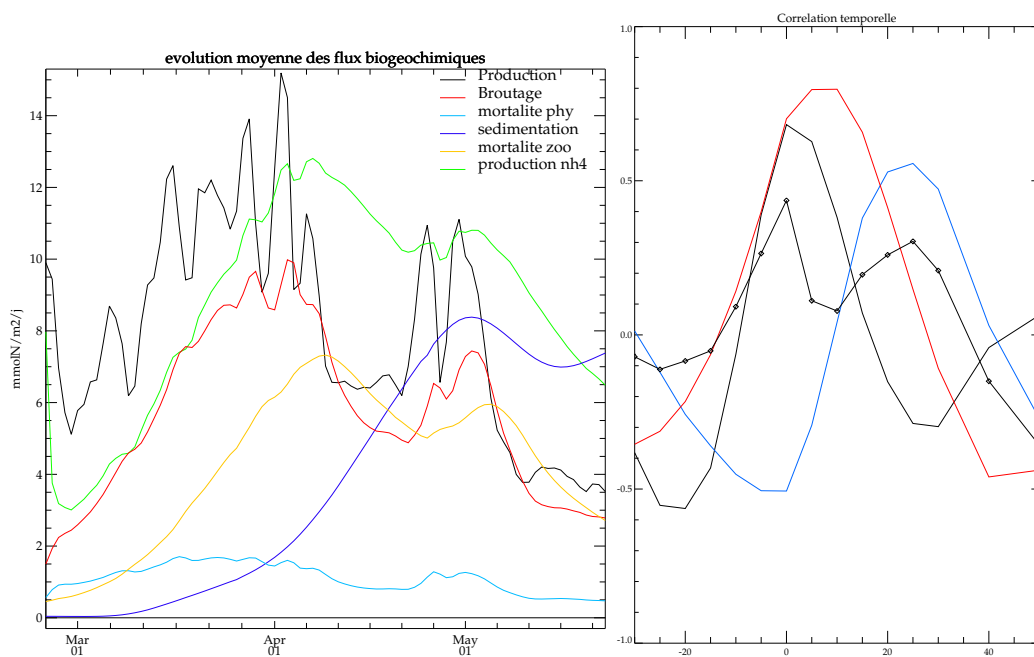


FIG. 3.5 – (a) Evolution temporelle moyenne des flux biologiques et (b) corrélation temporelle entre : la production primaire totale et le broutage (trait noir), la production des diatomées et la sédimentation (losanges), le flux de mortalité du phytoplancton et la sédimentation (trait bleu), le flux de mortalité du zooplancton et la sédimentation (trait rouge)

La comparaison de ces évolutions avec les résultats issus de l'utilisation d'un modèle biogéochimique plus simple (LOBSTER, Lévy *et al.*, 2005b) révèle quelques divergences entre les deux modèles. Elles apparaissent dans l'intensité de la production nouvelle au début du printemps ce qui se traduit sur les concentrations en nitrates et les valeurs de f-ratio. Le modèle biogéochimique complexe montre une production nouvelle plus forte. Par ailleurs, la chlorophylle de surface présente, en moyenne, des valeurs légèrement plus fortes avec LOBSTER, de l'ordre de 0.7 mgChl/m^3 au cours du mois de mars, alors que la chlorophylle intégrée est sous estimée à partir de P2L1. Les différences entre ces deux modèles s'expliquent principalement par la paramétrisation des rapports C/Chl. De plus, il faut garder en mémoire le fait que le modèle biogéochimique complexe a été paramétrisé afin de reproduire au mieux l'ensemble du cycle annuel de l'écosystème pélagique alors que LOBSTER n'a été couplé que sur une période trois mois. Comme nous l'avons souligné dans la partie précédente, la principale difficulté a résidé dans la représentation des conditions hivernales au sein de notre domaine.

Dans le cadre de POMME, le bloom observé et reproduit par les modèles dans cette zone présente les caractéristiques d'être long (il dure près de deux mois) et d'amplitude modérée. Les concentrations de chlorophylle décrites sont faibles par rapport aux mesures précédemment effectuées entre 40 et 47°N en Atlantique Nord-Est qui indiquaient des valeurs comprises entre 2 et 3 mgChl/m³ (Harrison *et al.*, 1993 ; Lochte *et al.*, 1993 ; Sieracki *et al.*, 1993 ; Bury *et al.*, 2001).

Les taux de production primaire calculés et déterminés par les modèles pour la période printanière sont en accord avec les résultats précédemment obtenus au cours du programme NABE par Bender *et al.* (1992) et Chipman *et al.* (1993) bien qu'ils excèdent légèrement ceux estimés par Martin *et al.* (1993). Les faibles valeurs de f-ratio observées sont plus basses que celles présentées pour les campagnes NABE (Bury *et al.*, 2001). La comparaison avec la campagne PRIME se révèle plus délicate car elle a eu lieu au mois de juin et la variabilité temporelle est importante. En terme de structuration phytoplanctonique, les résultats présentés ici peuvent être approchés de ceux de Bury *et al.* (2001). Ils montrent également une proportion importante de diatomées dans la chlorophylle a totale alors que la contribution des plus grande classes de taille à la production primaire est réduite.

L'ensemble de ces comparaisons doit cependant être effectué avec précaution car nous savons que la variabilité méridienne est forte en Atlantique Nord-Est et il s'agit de mesures réalisées au Nord par rapport à notre zone d'étude. Dans cette région, le bloom est potentiellement plus fort et décalé temporellement (Lévy *et al.*, 2005a).

3.1.1.2 Répartition sur la verticale

Pour compléter notre étude de l'évolution moyenne des principaux stocks et flux au cours de notre simulation, nous nous penchons ici sur leur répartition verticale. La distribution verticale des disponibilités en nutriments et en lumière peut avoir un effet non négligeable sur la PP. De plus, les différentes espèces de phytoplancton s'organisent en fonction de ces disponibilités. Notre simulation se déroulant sur une période transitoire caractérisée par l'établissement de la stratification printanière de la colonne d'eau, la distribution verticale

de ces facteurs ne doit pas être négligée.

La répartition verticale des nutriments évolue à la fois en fonction de leur mélange sur la MLD et de leur absorption par les autotrophes dans la couche euphotique. Ainsi les profils verticaux de nitrates montrent une remontée progressive de la nutricline à partir de la première semaine de mars qui aboutit finalement à une nutricline localisée autour de 50-60m et un quasi épuisement des nutriments au dessus de cette profondeur (Fig 3.6).

Un maximum d'ammonium de subsurface se forme au cours du printemps.

La répartition verticale de la chlorophylle (Fig 3.8) évolue en fonction de l'équilibre entre la limitation par la lumière et par les nutriments. Un maximum se forme en subsurface début mars. Sa profondeur diminue jusqu'à la date du 20 avril, il se situe alors autour de 35m de profondeur puis va en s'approfondissant.

Cette évolution temporelle du profil vertical de chlorophylle s'accorde avec les profils observés au cours des campagnes POMME (Fig 3.9; Claustre *et al.*, 2005).

La répartition des différents groupes phytoplanctoniques sur la verticale varie au cours du temps.

En terme de proportion, les diatomées sont très minoritaires au début de la simulation puis représentent la majorité de la chlorophylle en subsurface à partir de début avril (Fig 3.8). Le nanophytoplancton (représentant surtout des flagellés) domine en surface mais est également présent en subsurface dans des proportions plus faibles. Le picoplancton est faiblement majoritaire dans les premières semaines de la simulation puis sa part dans la chlorophylle totale baisse. Cette part est minimale en avril et mai au niveau du maximum de chlorophylle de subsurface.

Ces profils divergent de ceux présentés par Claustre *et al.* (2005) pour la campagne P2, qui décrivent une plus grande part de flagellés aux dépens du picoplancton en surface. Mais surtout les données décrivent des profils relativement homogènes pour les proportions des trois groupes phytoplanctoniques ce qui n'est pas vrai pour le modèle.

Cette différence de répartition verticale entre les espèces phytoplanctoniques explique le fait que la proportion entre les différents groupes varie selon que l'on considère la surface ou les 100 premiers mètres de la colonne d'eau.

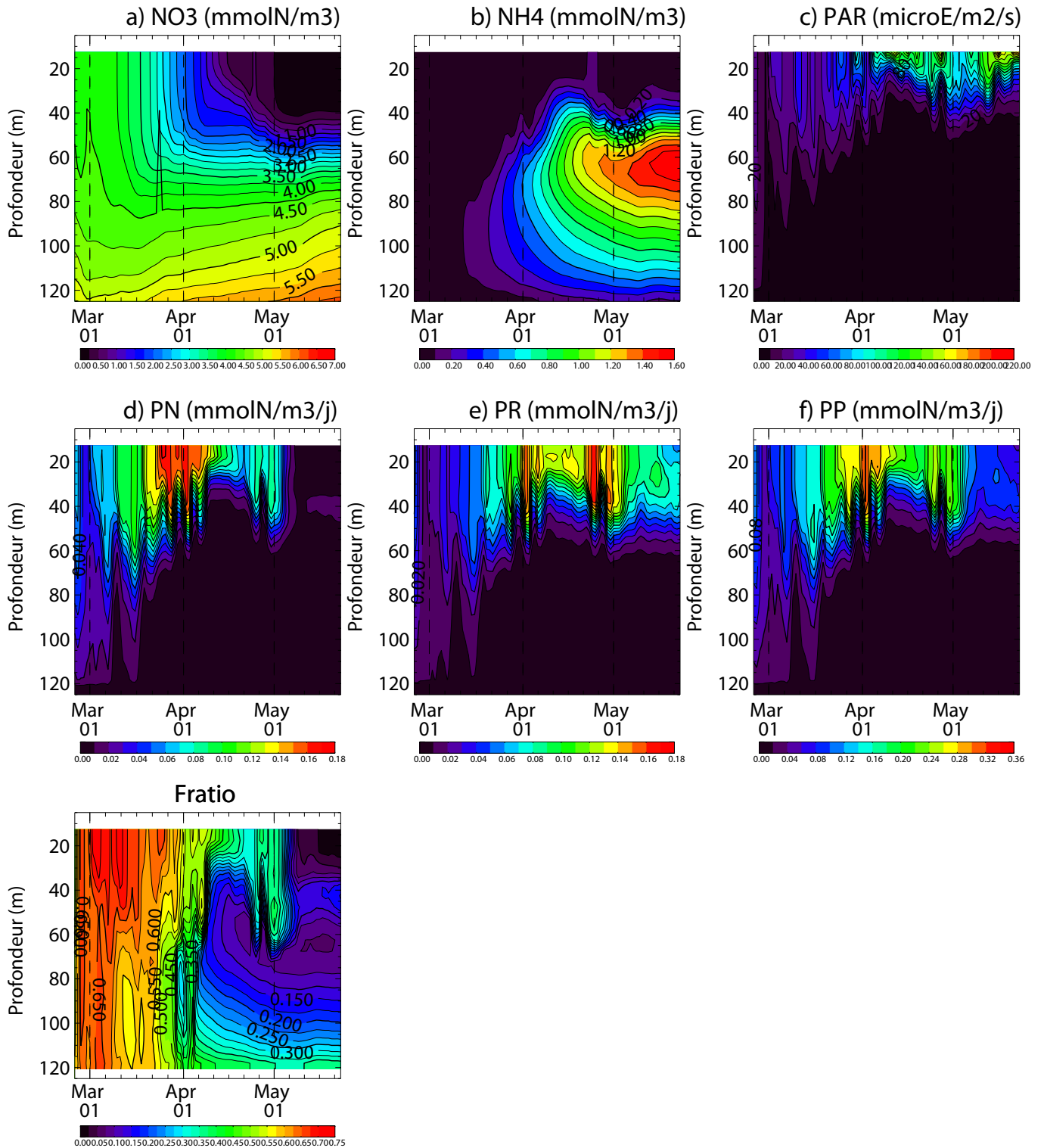


FIG. 3.6 – Evolution temporelle des profils verticaux des nutriments (a) Nitrates et b) Ammonium), de la lumière disponible pour les organismes (c)PAR) et des taux de production (d)Production nouvelle, e) Production régénérée et f) Production primaire)

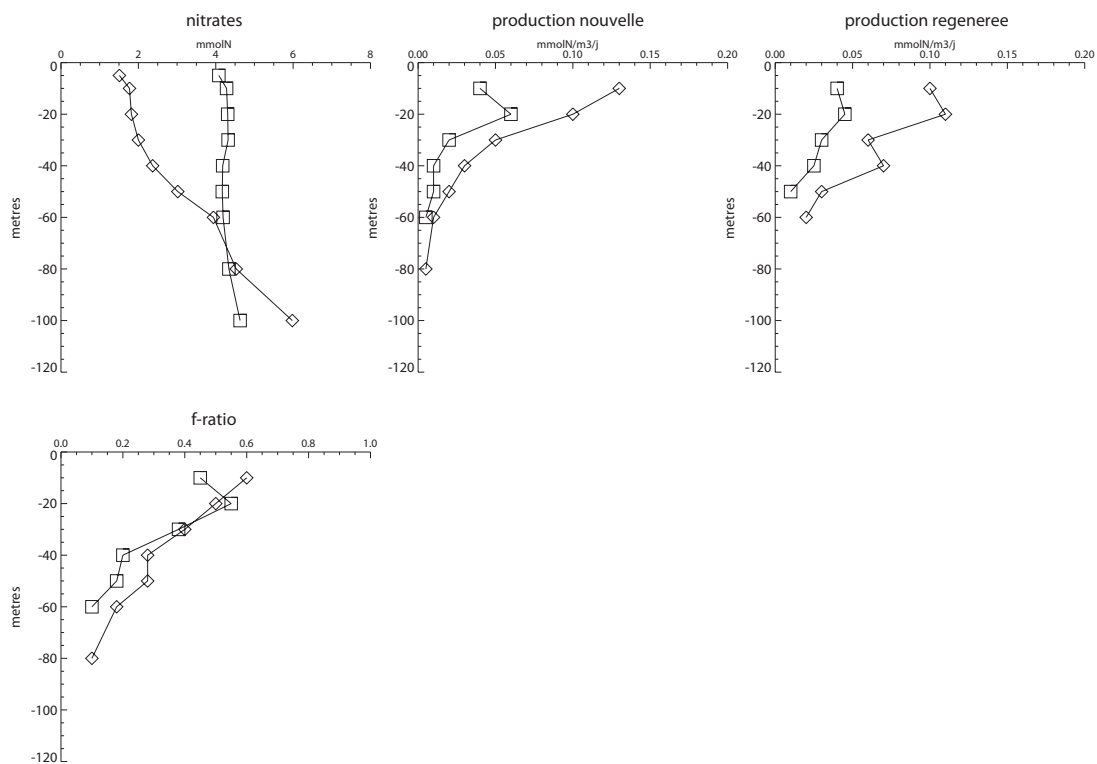


FIG. 3.7 – Profils verticaux des nutriments et des flux de production mesurés au cours des campagnes P1L1 et P2L1. P1L1=carrés, P2L1=losanges. (d'après Fernandez *et al.*, 2005)

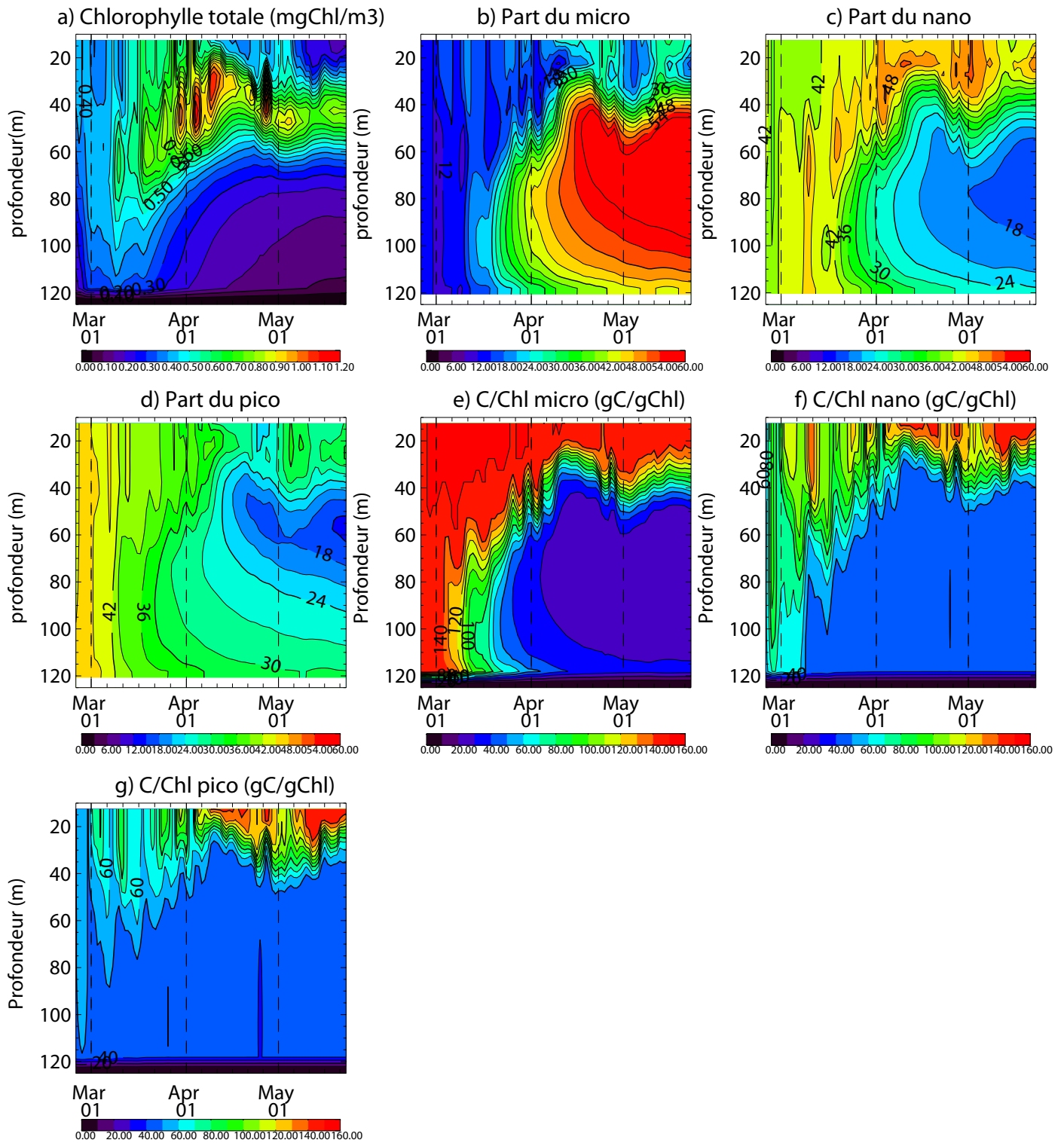


FIG. 3.8 – Evolution temporelle des profils verticaux de la chlorophylle totale (a), proportionnelle à chaque groupe (b, c et d) et des rapports C/Chl (e, f et g)

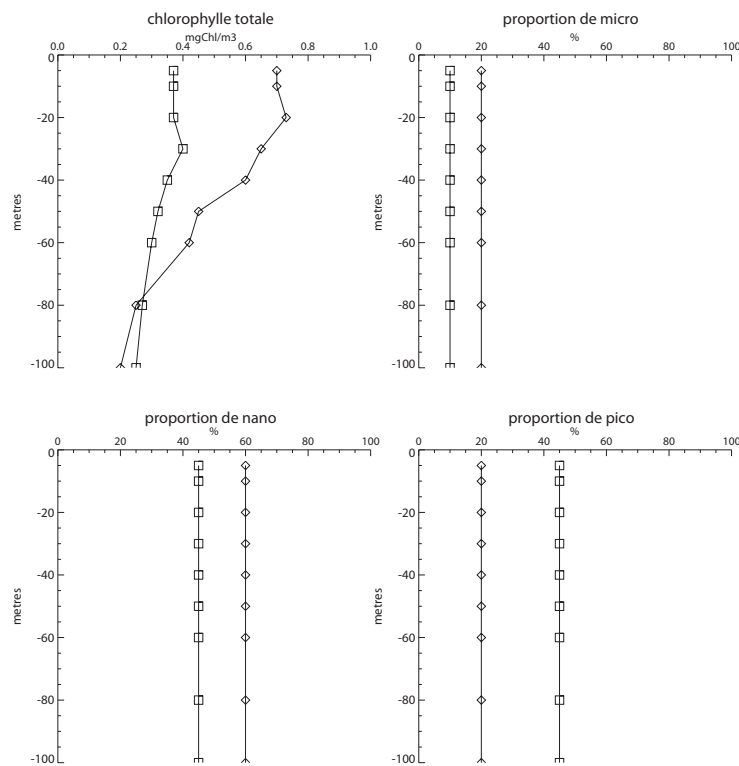


FIG. 3.9 – Profils verticaux de la chlorophylle totale et des parts représentées par les micro, nano et picoplancton mesurés au cours des campagnes P1L1 et P2L1. P1L1=carrés, P2L1=losanges (Claustre *et al.*, 2005)

La variation sur la verticale des rapports C/Chl (Fig 3.8) des différents groupes phytoplanctoniques explique en partie cette différence, ainsi que celle de la disponibilité des éléments limitant la PP (les nutriments et la lumière dans notre modèle) qui agissent également sur le rapport C/Chl (Doney *et al.*, 1996). Le rapport C/Chl des diatomées est d'une manière générale plus important dans la couche de mélange que celui des deux autres classes. Cela conduit pour une même biomasse à une quantité de chlorophylle plus faible pour ce groupe. En subsurface où le rapport C/Chl est plus faible on observe, paradoxalement, une plus forte productivité des diatomées.

Les taux de production montrent également une forte variabilité sur la verticale qui s'ajoute au signal moyen saisonnier (Fig 3.6). Le bloom printanier, en terme de PP, dure plus d'un mois, de mi mars à début mai mais se trouve limité sur la verticale à une profondeur qui est à rapprocher de celle de répartition de la lumière. Pour la PP et la PN, le maximum est visible fin mars-début avril pour une profondeur inférieure à 50m.

Le f-ratio montre une décroissance progressive. A mesure que la stratification progresse, il apparaît également un gradient de ses valeurs sur la verticale avec des valeurs plus fortes en surface. Cette tendance s'inverse au mois de mai où le maximum est localisé en subsurface aux alentours de 50m, du fait de l'épuisement des nitrates en surface.

Ces résultats s'accordent relativement bien avec les profils moyens verticaux décrits par Fernandez *et al.* (2005b) pour les différentes campagnes d'échantillonnage, (Fig 3.7). Les principaux écarts sont visibles pour les profils de f-ratio, sur-estimés pendant P1. L'intensité des productions nouvelle et régénérée est sous-estimée par le modèle en subsurface, en comparaison des données de P2.

3.1.2 Evolution temporelle régionale

Deux régimes de productions distincts (subpolaire et de latitudes moyennes) ont été observés sur notre domaine d'étude au cours de l'année 2001 (Lévy *et al.*, 2005a).

Nous cherchons ici à savoir si notre configuration nous permet de retrouver ces différents

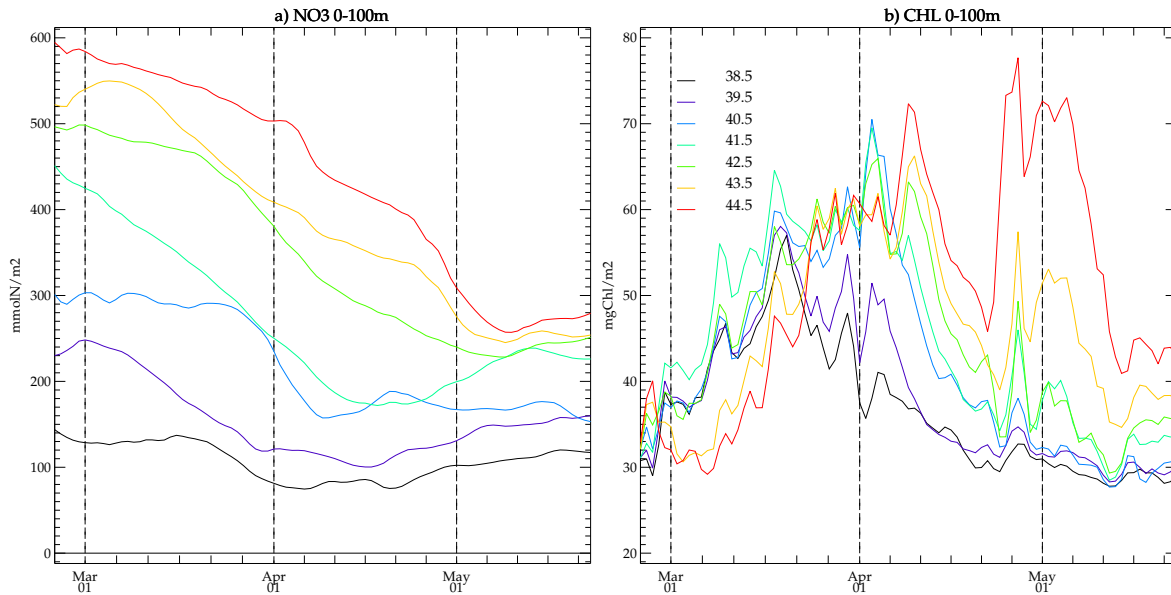


FIG. 3.10 – Evolution temporelle des moyennes zonales (a) des Nitrates et (b) de la chlorophylle intégrés sur 100m, aux différentes latitudes de la zone (de 38.5°N (noir) à 44.5°N (rouge))

régimes de production et, compte tenu de la complexité relative de notre modèle, nous nous demandons si cela se traduit par une variabilité marquée de la structuration des groupes phytoplanctoniques en fonction des régimes de production ainsi que par une variabilité du fonctionnement de l'écosystème.

Il est néanmoins à noter que notre simulation ne débute qu'à la fin de l'hiver alors que les observations satellitaires montrent un bloom débutant avec la phase d'entraînement de la MLD (qui a lieu à l'automne précédent) pour les régimes sub-tropical et de moyennes latitudes. Compte tenu de l'initialisation homogène de la biomasse phytoplanctonique, ce développement phytoplanctonique hivernal au Sud n'est pas représenté dans notre simulation.

La figure 3.10a décrit la quantité de nitrates intégrée sur 100m en moyenne zonale pour chaque degré de latitude entre 38.5°N (en noir) et 44.5°N (en rouge). Il apparaît que la quantité de nitrates à la fin de l'hiver augmente avec la latitude, en accord avec la MLD (Fig 2.10), et que l'intensité de leur utilisation (traduite par la pente décroissante de la quantité

de nitrates) varie également avec la latitude. La quantité de nitrates diminue de manière plus importante aux latitudes les plus élevées du domaine.

La quantité de chlorophylle intégrée montre l'existence d'un développement phytoplanctonique plus précoce pour les latitudes inférieures à 43.5 °N. Il se traduit par une diminution rapide (avant mi avril) pour les latitudes les plus faibles (38.5 et 39.5°N) alors que les latitudes moyennes (40.5, 41.5, 42.5° N) ont un bloom plus long et plus intense qui présente un maximum plus tard au cours du printemps (début avril). Les courbes correspondant aux latitudes les plus importantes décrivent une efflorescence plus tardive et plus longue. Elles montrent un second pic fin avril correspondant au réapprofondissement de la MLD (Fig 2.10) suite à une dépression au nord du domaine. Ce réapprofondissement atteint une profondeur de 50m ce qui permet, compte tenu de la profondeur de la nitracine à cette date, une réintroduction de nitrates en surface (Fig 3.6a).

Il faut, néanmoins, garder en mémoire le fait que l'initialisation du modèle ne reproduit pas la variabilité méridienne de concentration en chlorophylle qui a été observée à la fin de l'hiver. Dans ces conditions, le modèle décrit un décalage temporel entre les développements phytoplanctoniques au Sud et au Nord de la zone inférieure à celui observé.

Ces décalages temporels du début du bloom et les variations de son intensité suivent respectivement la profondeur hivernale de couche de mélange (liée à la limitation en lumière) et la disponibilité en nutriments.

Nos résultats apparaissent en relativement bon accord avec ceux de Lévy *et al.* (2005a) qui montrent que pour l'année 2001, seuls deux régimes de production sont représentés sur notre zone d'étude le régime de production des latitudes moyennes au sud de 40.5°N et le régime sub-polaire au Nord (*voir chapitre 1 page 19*). Cela se traduit par un pic printanier de chlorophylle de plus en plus important et tardif à mesure que la latitude augmente, comme nous l'avons décrit. Au cours de notre période d'étude, les latitudes les plus élevées de notre domaine ont la particularité de présenter deux pics au cours du développement printanier. Cette spécificité tient à l'existence d'une violente tempête qui s'est produite alors que le bloom n'était pas encore achevé, à ces latitudes.

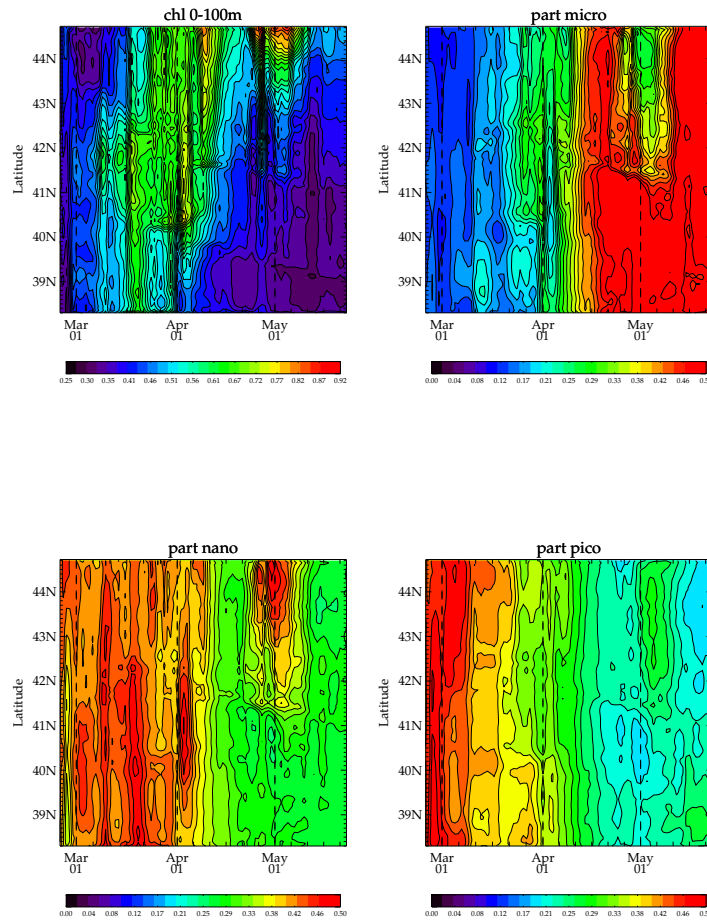


FIG. 3.11 – Evolution temporelle de la chlorophylle totale (a, intégrée entre 0 et 100m) et des proportions des classes phytoplanctoniques en moyenne latitudinale , (b) microphytoplancton, (c) nanophytoplancton et (d) picophytoplancton.

L'évolution moyennée sur la longitude de la proportion des différents compartiments phytoplanctoniques au sein de la chlorophylle intégrée (Fig 3.11) montre une augmentation progressive de la part du microphytoplancton. Pendant le mois de mars, la répartition du microphytoplancton ne semble pas dépendre de la latitude puis une proportion maximale apparaît au Sud de la zone et se propage vers Nord. Les proportions de nano et picoplancton sont relativement stables, on note une diminution à partir de la mi-avril sur toutes les latitudes suivie d'une courte augmentation fin avril/début mai au nord de la zone.

Comme nous l'avons montré sur la figure 3.8, la composition de la chlorophylle totale varie en fonction de la profondeur. La chlorophylle de surface est constamment dominée par

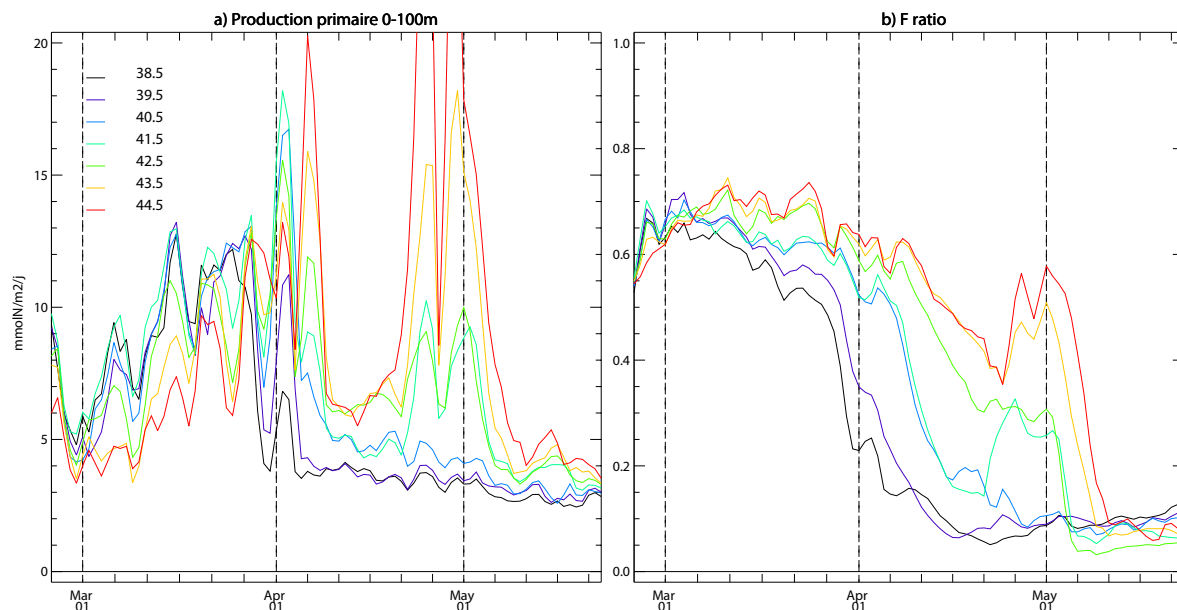


FIG. 3.12 – Evolution temporelle des moyennes zonales (a) de la PP et (b) du f-ratio, de 38.5°N (noir) à 44.5°N (rouge).

les flagellés (ce qui pour la période étudiée s'accorde avec les observations, Claustre *et al.*, 2005)

L'évolution de la PP est différente selon la latitude étudiée. Le bloom est d'autant plus fort et tardif que la latitude est élevée (Fig 3.12). Ces différences d'évolution de la PP s'expliquent par la variation de la disponibilité en lumière et en nutriments (Fig 3.10). Le f-ratio s'accorde avec ces hypothèses et montre, pour une valeur initialement homogène, une décroissance plus rapide aux latitudes les plus basses, en accord avec la disponibilité variable en nitrates selon la latitude. Le pic observable, pour les courbes des latitudes maximales, fin avril, est dû à la redistribution des nutriments sur la verticale du fait de la tempête ayant entraîné l'approfondissement de la MLD.

La figure 3.13 montre l'évolution des principaux flux biologiques de l'écosystème aux différentes latitudes du domaine. En accord avec la PP, l'augmentation du broutage est d'autant plus tardive et importante que la latitude est élevée. Le même phénomène se produit pour l'ensemble des flux, qui apparaissent conditionnés par l'entrée de matière dans le système à travers la PP.

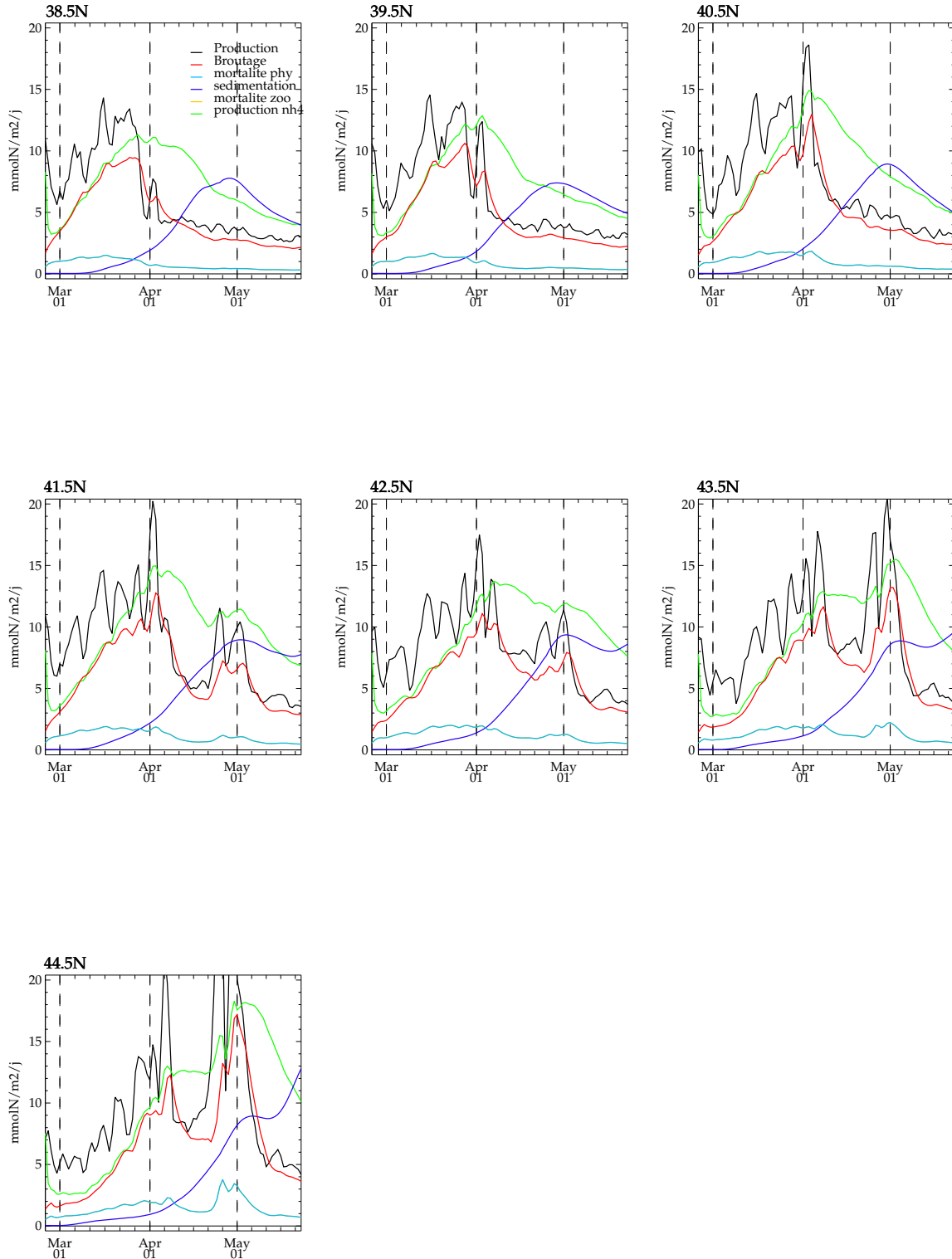


FIG. 3.13 – Evolution temporelle zonale des flux biologiques. Production primaire (trait noir), broutage (trait rouge), mortalité du phytoplancton (trait bleu clair), mortalité du zooplancton (trait jaune), sédimentation (trait bleu foncé) et production d'ammonium (trait vert). De 38.5 à 44.5°N, chaque graphique représente une latitude, avec un intervalle de 1°.

Selon la latitude étudiée, le fonctionnement de l'écosystème montre une évolution décalée dans le temps et une variation d'intensité. Cependant, les régimes de production ne se caractérisent pas par un fort contraste ni en terme de structuration, ce que semblent confirmer les observations (Maixandau *et al.*, 2005a), ni en terme de fonctionnement de l'écosystème planctonique.

Ces différences montrent l'évolution à grande échelle du bloom mais, au sein de la zone, une variabilité à petite et méso échelle a également été mise en évidence.

3.1.3 Variabilité à petite et moyenne échelles

Pour étudier la variabilité spatiale, nous nous basons sur les champs synoptiques de concentrations et de flux biologiques produits par le modèle. Compte tenu du caractère transitoire de notre période d'étude, nous étudions plusieurs périodes distinctes. Le début du bloom, la décroissance du bloom, ainsi que le début de la période oligotrophe. Nous étudions une date par campagne d'échantillonnage (P1L2 et P2L1) ainsi qu'une date à la fin de notre simulation.

3.1.3.1 POMME 1 Leg 2

La variabilité spatiale présente au début du bloom est illustrée ici par la situation à la date du 11 mars 2001.

A la date du 11 mars (pendant P1L2), la répartition des nitrates intégrée est encore fortement marquée par le gradient méridien hivernal. En plus de ce signal à grande échelle, la dynamique mésoéchelle influence également la distribution des nutriments, les principaux tourbillons de la zone (Fig 3.14) pouvant être mis en évidence dans le champ de nitrates. Une variabilité à sub-mésoéchelle est également mise en évidence avec de fortes concentrations au niveau des fronts C4/A5 et C7/A2 (Fig 3.15).

L'ammonium présente, en moyenne, des concentrations plus fortes au sud du domaine. Sur les 100 premiers mètres de la colonne d'eau, les concentrations maximales se situent au niveau des structures C4, C7 et A2, c'est à dire les structures contenant des eaux isolées de la subsurface depuis longtemps (comme nous l'avons montré dans la section 2.2 du chapitre

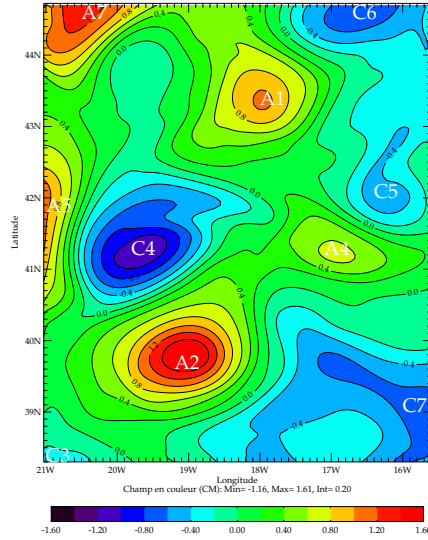


FIG. 3.14 – Position des tourbillons à la date du 11 mars 2001, déterminée selon la hauteur dynamique (indiquée en m^2s^{-2}).

2). Par contre, certains fronts (A4/C4, A4/C5, A2/C4) montrent des minima locaux d'ammonium qui sont à mettre en relation avec de fortes valeurs de MLD. Ces fortes valeurs de MLD s'expriment également à travers la lumière disponibles pour les cellules autotrophes par de faibles valeurs de PAR ¹.

L'activité mésoéchelle influence également nettement la répartition de la chlorophylle intégrée verticalement sur le domaine. Les quantités de chlorophylle intégrée ne sont pas très importantes sur la zone (inférieures à 65mgChl m^{-2}). La quantité intégrée de chlorophylle (Fig 3.15) est faible au nord de 43°N , particulièrement au niveau de la structure A7 (où la MLD est la plus profonde). Cette répartition paraît due à la distribution de la MLD à cette date (Fig 2.11). Les quantités maximales de chlorophylle se trouvent dans le cyclone C4 ainsi qu'au niveau du point d'intersection des fronts C4/A4 et C4/A1. Cette particularité n'est pas liée à la MLD mais au transport de biomasse en provenance de C4. En revanche, le front C4/A2 est marqué par une faible quantité de chlorophylle, qui s'explique par la faible disponibilité en nutriments à cet endroit.

La chlorophylle intégrée est en majorité formée des deux plus petites classes phytoplanc-

¹Par abus de langage, le terme PAR désigne ici la quantité de lumière perçue par les cellules. Cette quantité est liée à l'épaisseur de la couche de mélange dans laquelle les cellules sont brassées.

3.1 Distribution des traceurs et flux biogéochimiques

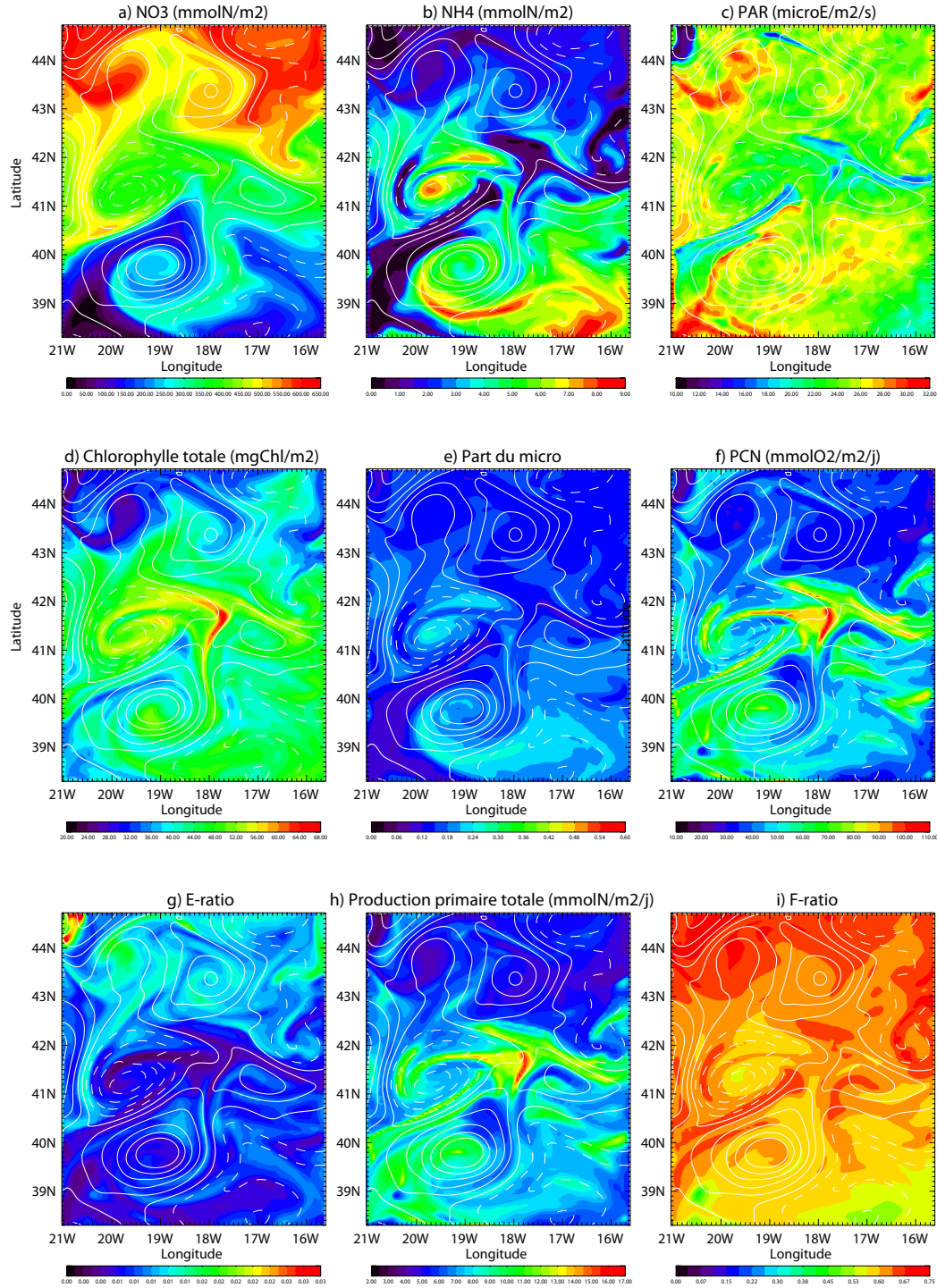


FIG. 3.15 – Instantané des principaux champs de traceurs, grandeurs diagnostiques et flux intégrés sur 100m en date du 11 mars 2001 (P1L2). a) Concentration de nitrates, b) Concentration d'ammonium, c) Lumière disponible pour la photosynthèse (PAR), d) Concentration de chlorophylle, e) Proportion de microphytoplancton dans la chlorophylle totale, f) Production communautaire nette, g) E-ratio, h) Production primaire totale et i) F-ratio. En surimpression sont représentés les isolignes du champ de hauteur dynamique. Les valeurs positives sont représentées par des isolignes en traits pleins, les valeurs négatives par des tirets.

toniques. La part des diatomées ne dépasse pas 25% (dans C4 et entre C7 et A2).

A cette date, la figure 3.8 a montré que la répartition de la chlorophylle entre les différents groupes était relativement homogène.

La PP est maximale dans les eaux isolées de la subsurface et le long des fronts A2/C4 et C4/A1.

Le f-ratio est relativement homogène sur la plus grande partie du domaine avec des valeurs comprises entre 0.65 et 0.75. Les minima se trouvent au sein des tourbillons C4, C7 et A2. Ces résultats sont cohérents avec les sections précédentes qui ont montré que le f-ratio ne présentait pas de forte variabilité à cette période.

La PCN est positive sur tout le domaine, indiquant un système autotrophe. Les valeurs maximales se rencontrent là où la PP est la plus forte. Le e-ratio (ici, rapport entre la sédimentation à 200m et la production primaire intégrée) est très faible sur tout le domaine.

Les traceurs, grandeurs diagnostiques et flux se distribuent donc selon trois échelles spatio-temporelles. En plus du gradient méridien décrit dans la section précédente, qui suit le gradient de MLD hivernale (d'après l'analyse des échanges verticaux de traceurs conservatifs), les principaux traceurs se répartissent en réponse à l'activité méso et sub-méso échelle. A l'échelle des tourbillons, la MLD hivernale et le relatif isolement de ces structures conditionne également la répartition des traceurs à cette date, en limitant les échanges des tourbillons avec les eaux extérieures sur l'horizontale et sur la verticale. Au niveau des fronts, la MLD instantanée conditionne la répartition des organismes, des nutriments et de la lumière sur la verticale. C'est également à cette échelle qu'ont été observés les vitesses verticales les plus importantes.

3.1.3.2 POMME 2 Leg 1

Au 10 avril (pendant P2L1), la stratification est maximale sur la zone (Figure 2.10). Le bloom n'est pas achevé mais il est en phase de décroissance (Figure 3.2).

A cette date, la répartition des nitrates montre un fort contraste Sud-Nord en surface : un épuisement complet des nitrates au Sud de 40°N ainsi que dans C4 et A4, et un gradient de

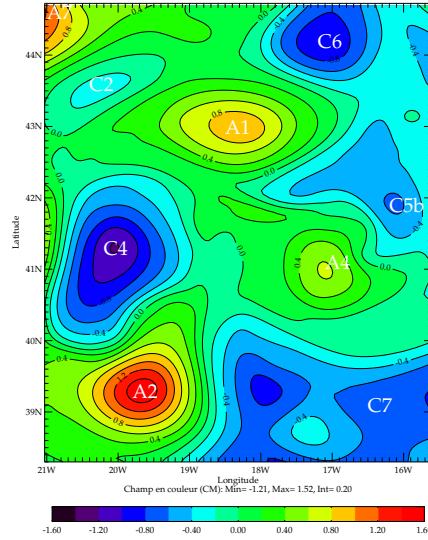


FIG. 3.16 – Position des tourbillons à la date du 10 avril 2001, déterminée selon la hauteur dynamique (indiquée en m^2s^{-2}).

concentration au Nord (Figure 3.17). En revanche, la concentration d'ammonium de surface présente des valeurs maximales au niveau des structures A2, C4, C7 et A4. Cette spécificité est liée avec la production ayant eu lieu précédemment dans ces structures et l'excrétion ainsi que la dégradation de matière qui en ont découlé.

La distribution de nitrates intégrés (Figure 3.18) diffère peu de celle de surface. En revanche, la répartition horizontale de l'ammonium intégré montre une discontinuité vers 43°N qui apparaît vers 42°N en surface. Par ailleurs, le contraste entre les différents tourbillons est fort dans le champ d'ammonium intégré et de surface, avec une quantité maximale dans C4.

La concentration de chlorophylle en surface est en moyenne plus importante que le 11 mars. La distribution n'est pas uniforme sur le domaine, la chlorophylle montre un gradient Sud-Nord avec une concentration au Sud faible. Comme montré précédemment, le bloom au Sud arrive à sa fin rapidement. Les structures A4 et C4 montrent également de faibles concentrations en chlorophylle bien qu'elles soient situées plus au Nord (Fig 3.17). Par ailleurs, du fait de la relation entre le rapport C/Chl et le PAR, un maximum apparaît là où l'éclairement instantané est le plus faible pour le phytoplancton, c'est à dire au niveau des fronts C4/A2, C4/A1, C5/A4 ainsi qu'au niveau du tourbillon A7.

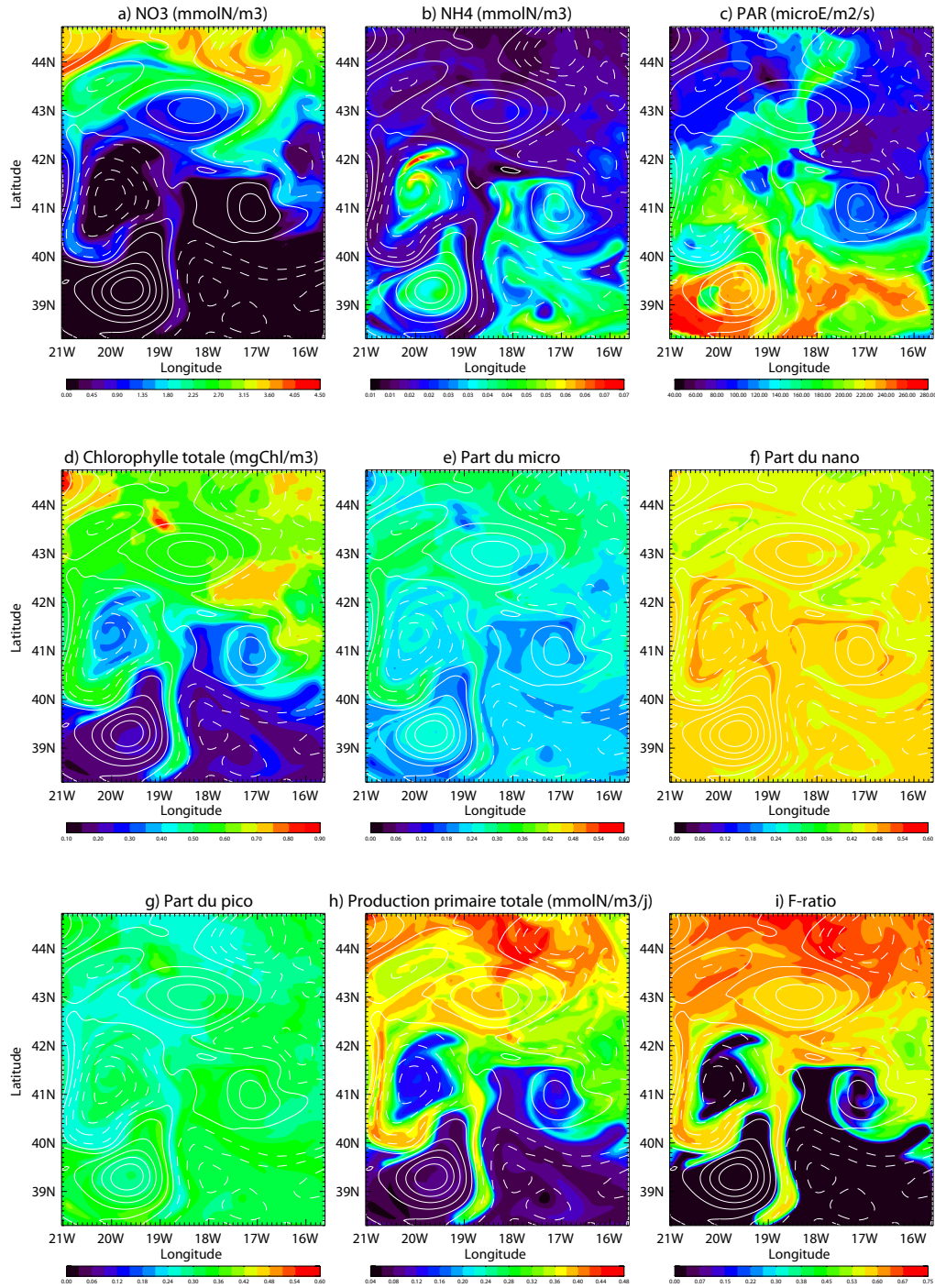


FIG. 3.17 – Instantané des principaux champs de traceurs et flux en surface en date du 10 avril 2001 (P2L1). a) Concentration de nitrates, b) Concentration d'ammonium, c) Lumière disponible pour la photosynthèse (PAR), d) Concentration de chlorophylle, e) Proportion de microphytoplancton dans la chlorophylle totale, f) Proportion de nanophytoplancton dans la chlorophylle totale, g) Proportion de picophytoplancton dans la chlorophylle totale, h) Production primaire totale et i) F-ratio. En surimpression sont représentés les isolignes du champ de hauteur dynamique. Les valeurs positives sont représentées par des isolignes en traits pleins, les valeurs négatives par des tirets.

3.1 Distribution des traceurs et flux biogéochimiques

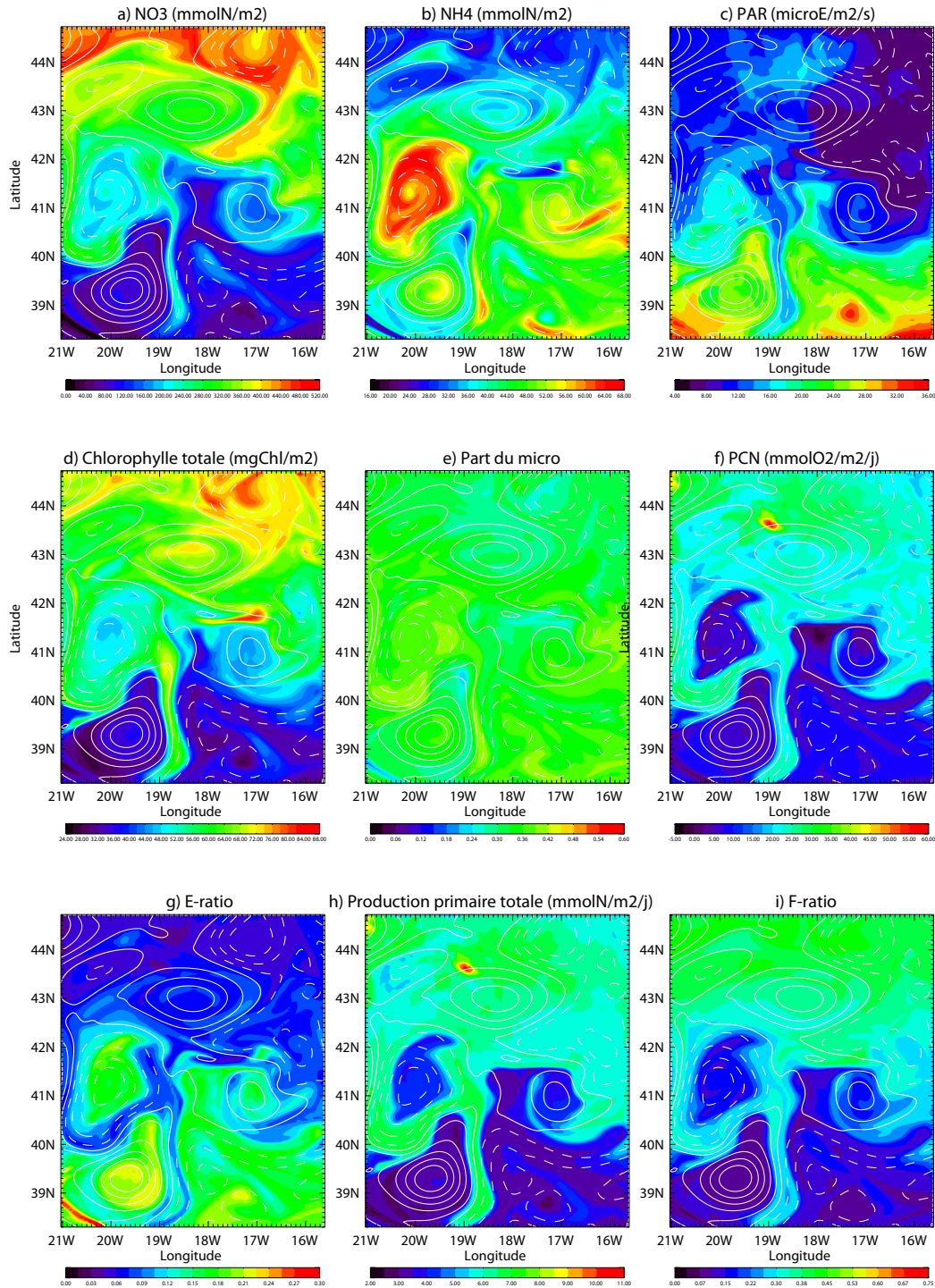


FIG. 3.18 – Instantané des principaux champs de traceurs et flux intégrés sur 100m en date du 10 avril 2001 (P2L1). a) Concentration de nitrates, b) Concentration d'ammonium, c) Lumière disponible pour la photosynthèse (PAR), d) Concentration de chlorophylle, e) Proportion de microphytoplancton dans la chlorophylle totale, f) Production communautaire nette, g) E-ratio, h) Production primaire totale et i) F-ratio. En surimpression sont représentés les isolignes du champ de hauteur dynamique. Les valeurs positives sont représentées par des isolignes en traits pleins, les valeurs négatives par des tirets.

En intégré, le gradient Sud-Nord est également présent ainsi que le déficit en chlorophylle dans les tourbillons C4 et A4. Sur les champs de surface et intégré, une forte quantité de chlorophylle apparaît au niveau du front A2/C7. Cette forte concentration de chlorophylle s'explique en partie par une production locale due à des concentrations en nutriments légèrement plus fortes que dans les eaux environnantes mais surtout à un transport sur l'horizontale comme semblent l'indiquer les figures 2.6 et 2.11.

Cette variabilité horizontale des champs de nutriments et de chlorophylle peut être mise en relation avec la quantité de nutriments disponible au début de notre simulation, c'est à dire en hiver, et avec la date à laquelle a commencé le développement phytoplanctonique. Ces deux facteurs sont en relation avec la MLD hivernale. Celle-ci détermine les apports verticaux de nutriments par mélange hivernal (Williams *et al.*, 2000 ; Lévy *et al.*, 2005a) ainsi que la quantité de lumière disponible pour le phytoplancton. Nous avons montré que, outre le décalage Sud-Nord, il existait localement des zones de faible MLD hivernale. Au niveau de ces zones, le bloom peut commencer tôt, la production n'étant alors pas soumise à une forte limitation par la lumière. Il s'agit des tourbillons C4, C7, A2 et A4. Ce décalage temporel local du début du bloom printanier explique donc la différence existant entre ces structures et les eaux environnantes en terme de nutriments et de chlorophylle. Ces tourbillons montrent un appauvrissement en nutriments qui entraîne l'achèvement du bloom printanier. Ce déficit en nutriments s'explique pour partie par une utilisation de ces nutriments au cours du bloom ainsi que par la quantité initiale de nitrates qu'ils contenaient (quantité déterminée d'après les données de P1L1 et variant principalement avec la latitude et la profondeur de la MLD hivernale).

Une étude plus précise du déroulement du bloom au sein des différents tourbillons de notre zone d'étude est décrite dans une section spécifique.

La PP et le f-ratio de surface présentent des distributions très proches de celles de la chlorophylle et des nutriments (Figure 3.17). Ils montrent un important contraste Nord-Sud et les tourbillons A4 et C4 présentent de faibles valeurs en comparaison de la latitude où ils se situent. Sur les 100 premiers mètres de la colonne d'eau, ce gradient est plus faible

mais les structures A4 et C4 apparaissent toujours comme des zones de faibles production et f-ratio (Fig 3.18).

La PCN montre des valeurs maximales inférieures à celles simulées pendant P1L2. Les valeurs sont encore positives sur la majorité du domaine mais un net gradient S-N apparaît ainsi que des valeurs négatives au sein des structures A2, C4 et A4.

Au contraire, le e-ratio présente des valeurs plus importantes que précédemment avec un gradient N-S et des valeurs fortes au sein de ces mêmes structures. Cette variabilité spatiale indique le décalage temporel existant entre le nord et le sud du domaine et entre les tourbillons et les eaux environnantes. Le front A2/C7 se distingue, lui, comme favorisant la PP.

A la date du 10 avril, les flagellés dominent nettement la chlorophylle de surface ; comme précédemment, la proportion de diatomées est anticorrélée à celle du pico.

En terme de chlorophylle intégrée, la répartition entre les trois classes de taille est nettement plus équilibrée (Figure 3.18).

Le gradient méridien encore observable dérive du gradient de MLD hivernale ainsi que du profil hivernal de NO_3 (qui découle de la persistance interannuelle du gradient méridien de MLD, Mémery *et al.*, en préparation). La variabilité mésoéchelle résulte elle aussi de la distribution hivernale de la MLD et de l'isolement horizontal des tourbillons. La variabilité à sub-méso échelle résulte, quant à elle, pour partie de la variation de MLD instantanée (bien que peu importante à cette date) et de transport horizontal (les vitesses verticales sont faibles à cette date, Fig 2.8).

3.1.3.3 Régime oligotrophe

A la date du 20 mai, le bloom arrive à son terme (Fig 3.2), le domaine se trouve en moyenne dans une situation de régime oligotrophe².

A cette date, les nitrates apparaissent totalement épuisés sur l'ensemble du domaine à

²L'oligotrophie se définit comme une pauvreté du milieu en sels nutritifs entraînant une diminution de la production

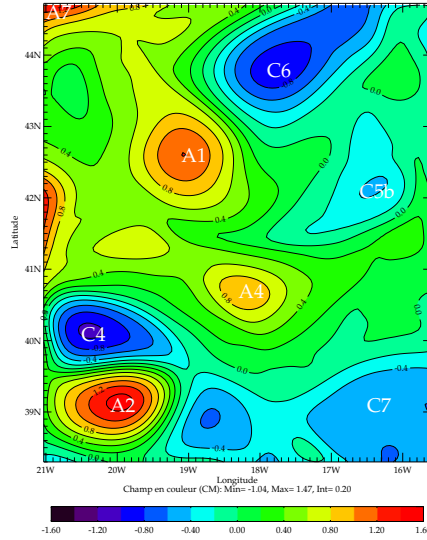


FIG. 3.19 – Position des tourbillons à la date du 20 mai 2001, déterminée selon la hauteur dynamique (indiquée en m^2s^{-2}).

l'exception du coin Nord-Ouest du domaine, caractérisé par la présence de A7 et une MLD maximale de l'ordre de 45m (Fig 3.20).

La concentration d'ammonium de surface montre une différenciation N-S, elle est plus forte au nord du domaine où le bloom est à peine achevé alors qu'elle est faible au sud du domaine où l'activité biologique de surface est depuis longtemps réduite. Un signal à mésoéchelle se superpose à ce signal grande échelle. On voit émerger notamment la marque des tourbillons A1 et C5 qui se traduit par un déficit d'ammonium alors que le tourbillon A4 semble montrer une concentration plus forte que les eaux ambiantes (Fig 3.20).

En considérant la quantité intégrée de nitrates il n'apparaît pas d'épuisement (Fig 3.21). La distribution n'est pas homogène, il existe toujours un gradient Sud-Nord et une répartition à mésoéchelle. Le tourbillon C4 montre une forte quantité de nutriments en comparaison des eaux environnantes d'égale latitude, et ce, malgré une MLD peu différente (non montré).

Cette spécificité du tourbillon C4 dans le champs de nitrates a également été mise en évidence par Fernandez *et al.* (2005a) qui y voient le signe d'un apport vertical de nitrates dans cette structure.

La concentration de chlorophylle de surface est faible sur l'ensemble du domaine à l'ex-

3.1 Distribution des traceurs et flux biogéochimiques

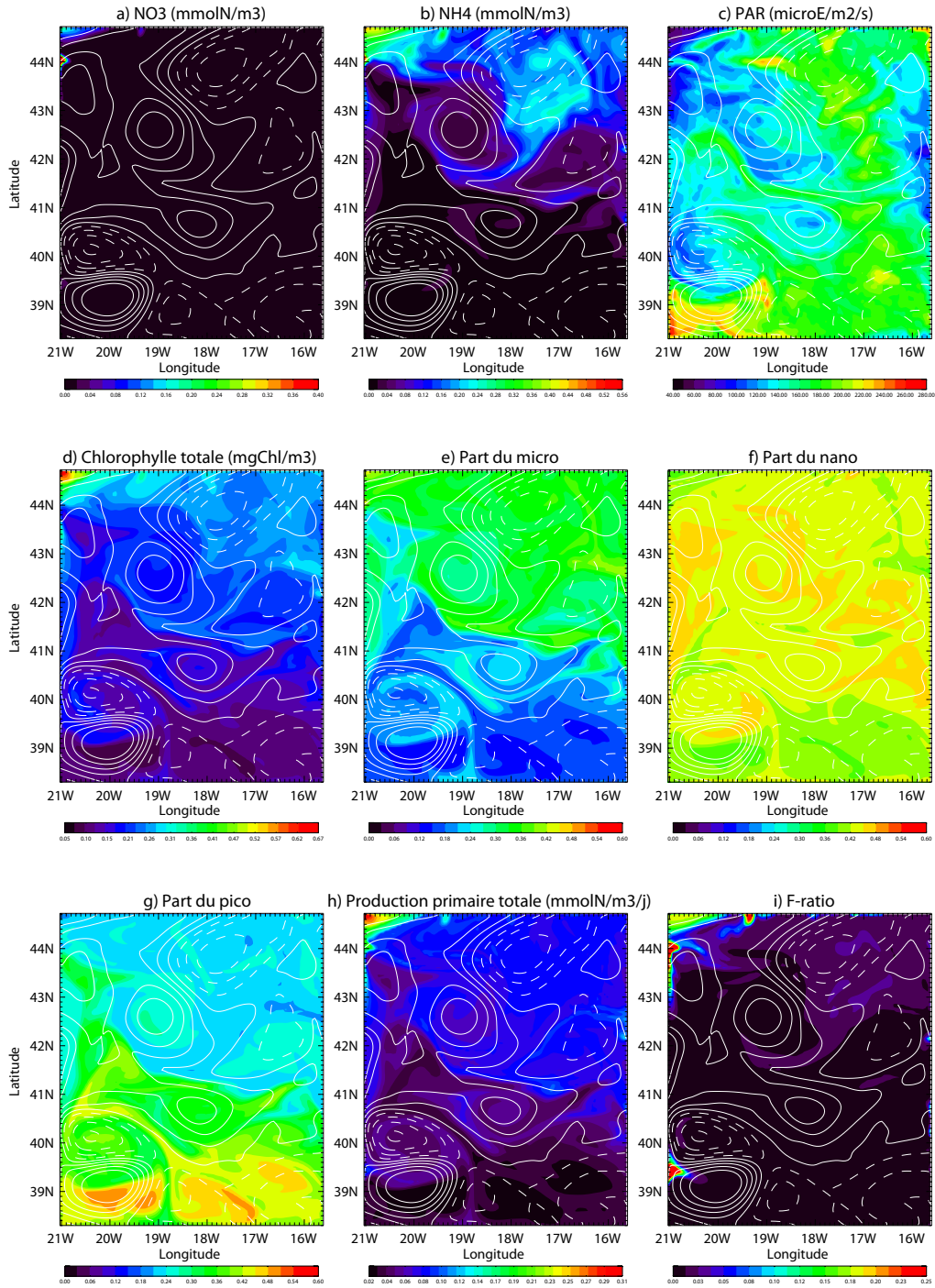


FIG. 3.20 – Instantané des champs de traceurs et de flux en surface en date du 20 mai 2001. a) Concentration de nitrates, b) Concentration d'ammonium, c) Lumière disponible pour la photosynthèse (PAR), d) Concentration de chlorophylle, e) Proportion de microphytoplancton dans la chlorophylle totale, f) Proportion de nanophytoplancton dans la chlorophylle totale, g) Proportion de picophytoplancton dans la chlorophylle totale, h) Production primaire totale, h) Production primaire totale et i) F-ratio. En surimpression sont représentés les isolignes du champ de hauteur dynamique. Les valeurs positives sont représentées par des isolignes en traits pleins, les valeurs négatives par des tirets.

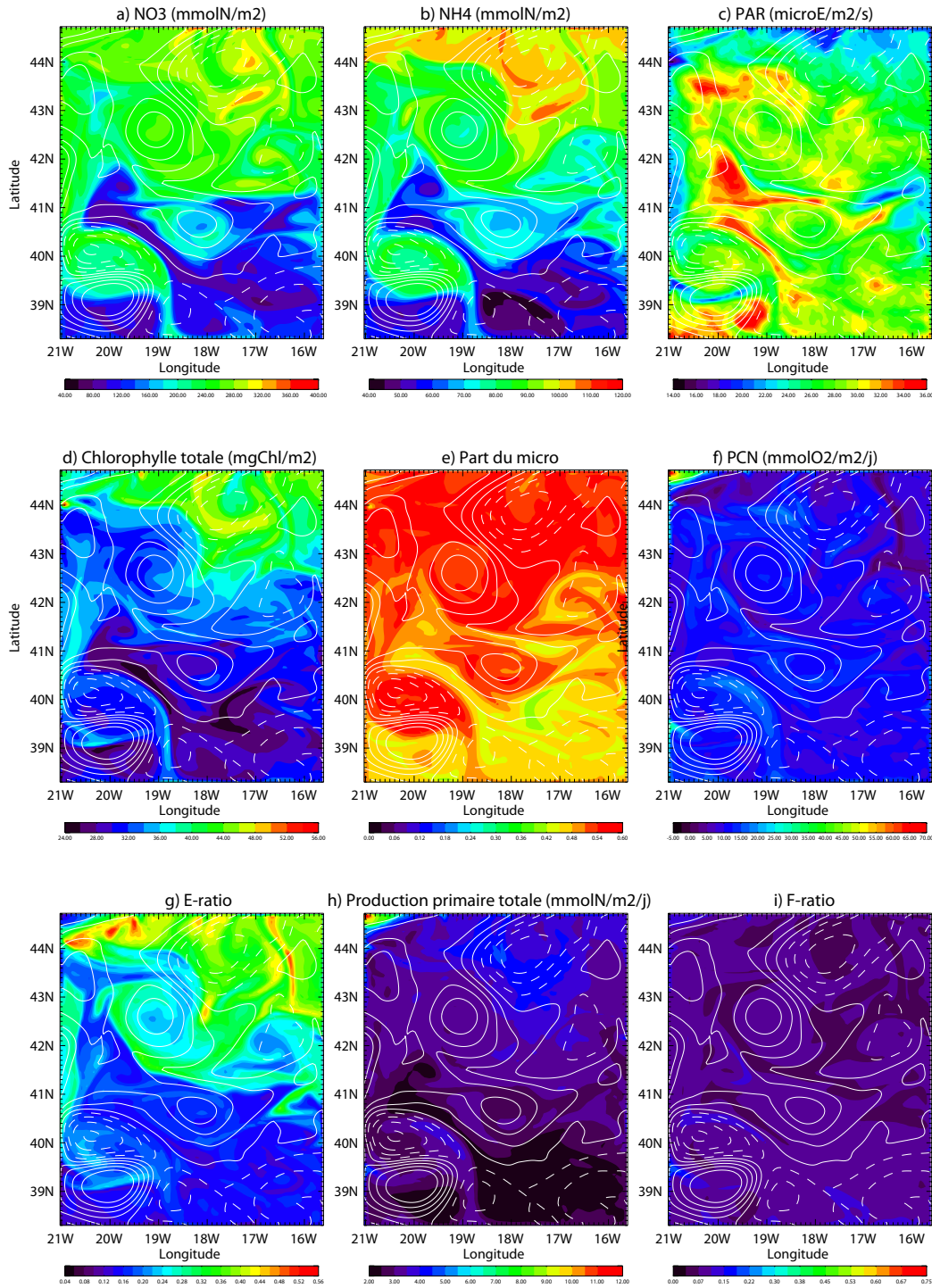


FIG. 3.21 – Instantané des champs de traceurs et de flux intégrés sur 100m en date du 20 mai 2001. a) Concentration de nitrates, b) Concentration d'ammonium, c) Lumière disponible pour la photosynthèse (PAR), d) Concentration de chlorophylle, e) Proportion de microphytoplancton dans la chlorophylle totale, f) Production communautaire nette, g) E-ratio, h) Production primaire totale et i) F-ratio. En surimpression sont représentés les isolignes du champ de hauteur dynamique. Les valeurs positives sont représentées par des isolignes en traits pleins, les valeurs négatives par des tirets.

ception notable du coin Nord-Ouest où persiste une concentration de NO_3 non négligeable en surface. Sur le reste du domaine, la répartition n'est pas homogène malgré une faible concentration. Elle s'organise selon un gradient S-N et en réponse à l'activité mésoéchelle. Le contraste S-N apparaît d'autant plus marquant quand on considère la quantité de chlorophylle intégrée. De plus, les minima émergent au niveau des fronts séparant les tourbillons au sud du domaine.

Alors que la répartition des groupes phytoplanctoniques en terme de chlorophylle se fait selon un contraste N-S auquel s'ajoute une distribution mésoéchelle pour le micro et picoplancton, le nanoplancton ne semble contraint que par l'activité mésoéchelle. Il se répartit de manière relativement homogène sur le domaine à l'exception des tourbillons. Les micro et picoplancton se répartissent inversement. Le microplancton présente un maximum au Nord et en périphérie des tourbillons alors que le picoplancton est maximum au Sud et au centre des structures. Le contraste entre ces deux groupes est également visible d'un tourbillon à l'autre, les tourbillons A2 et C7 se singularisent particulièrement montrant un maximum de picoplancton et un minimum de microphytoplancton.

La proportion de diatomées semble corrélée à la distribution des nitrates.

Les flux de PP sont faibles sur la grande majorité du domaine mais ils montrent un maximum très important dans le coin nord-ouest du domaine, en accord avec la distribution de chlorophylle et de nutriments. Les minima apparaissent au sein des tourbillons A2 et C7.

Cette production est principalement soutenue par l'ammonium comme le montrent les faibles valeurs de f-ratio à travers le domaine (valeurs inférieures à 0.2). Les valeurs maximales apparaissent au coin nord-ouest du domaine en accord avec la répartition des nitrates.

La PCN est très faible sur tout le domaine. Le e-ratio montre un gradient S-N marqué (c'est à dire un gradient inverse de celui simulé pendant P2L1) avec des valeurs importantes (de l'ordre de 0.5) localement au Nord.

3.1.4 Evolution des caractéristiques biogéochimiques au sein des tourbillons

Comme nous l'avons montré au cours de notre étude, les tourbillons présents au sein du domaine, au cours de la période d'étude, présentent des caractéristiques dynamiques propres. Certains montrent, en particulier, des MLD fortement contrastées par rapport à celles des eaux environnantes (c'est le cas des structures C4, C7 et A2 qui montrent une faible MLD hivernale ainsi que de la structure A7 qui montre une MLD très importante).

Par ailleurs, nous avons mis en évidence le fait que les tourbillons sont relativement isolés des eaux environnantes sur l'horizontale et la verticale et montrent un taux d'isolement variable en fonction de leur type (les anticyclones sont plus isolés que les cyclones). Ces structures restent cohérentes dans le temps. Ces résultats s'accordent avec les observations réalisées à l'aide de flotteurs (Le Cann *et al.*, 2005).

Cela pose donc la question du fonctionnement et de la structuration de l'écosystème au sein de ces tourbillons en réponse à des limitations différentes de celles des eaux extérieures (Bracco *et al.*, 2000 ; Sweeney *et al.*, 2003). En effet, l'utilisation de traceurs conservatifs nous a permis de mettre en lumière le fait que, selon notre modèle, les tourbillons présentant de faibles MLD hivernales sont fortement isolés de la subsurface et montrent un faible réapprovisionnement en nitrates au cours de l'hiver.

Les champs synoptiques étudiés à différentes dates montrent la spécificité des structures précédemment désignées. Elles se singularisent dans les champs de nutriments et de chlorophylle notamment. La MLD hivernale conditionne un décalage temporel dans le déclenchement du bloom qui se traduit dans les tourbillons par des concentrations en nutriments et en chlorophylle différentes de celles des eaux ambiantes.

Dans un premier temps, afin de bien différencier la part de la variabilité mésoéchelle de celle à grande échelle, nous comparons l'évolution des caractéristiques biogéochimiques au sein des tourbillons avec celle de la moyenne zonale (sur 1° de latitude, Fig 3.22). Comme pour le suivi des traceurs conservatifs, la position du centre des tourbillons est déterminée à partir d'un critère de hauteur dynamique.

Il apparaît que pour l'ensemble des comparaisons réalisées, le comportement au sein du

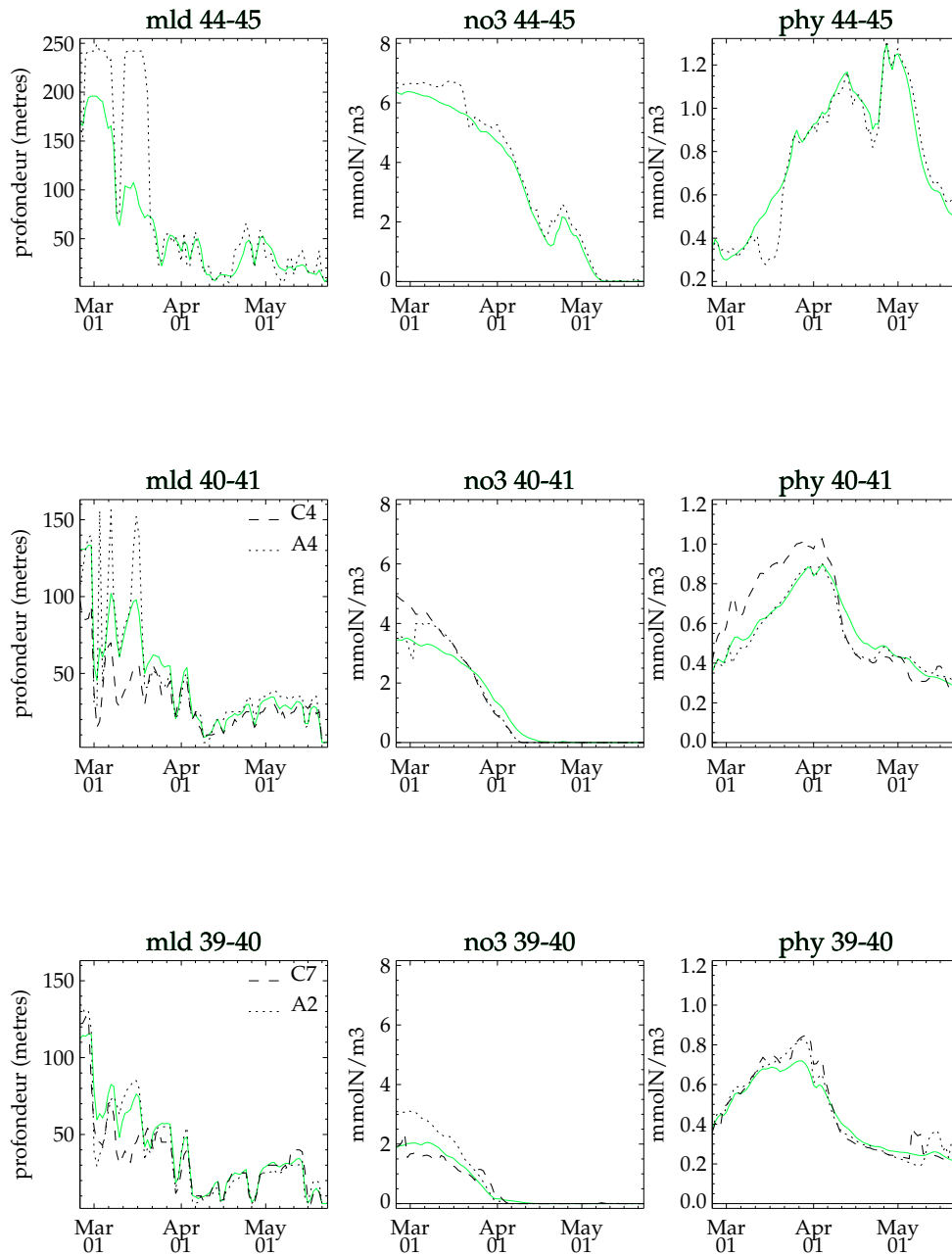


FIG. 3.22 – Comparaison des caractéristiques des tourbillons (anticyclones=courbes pointillées et cyclones=tirets) avec celles des eaux environnantes (courbes vertes), première ligne (en partant du bas) : entre 39 et 40°N (comparaison avec A2 et C7), deuxième ligne : entre 40 et 41°N (comparaison avec C4 et A4) et troisième ligne : entre 44 et 45°N (comparaison avec A7)

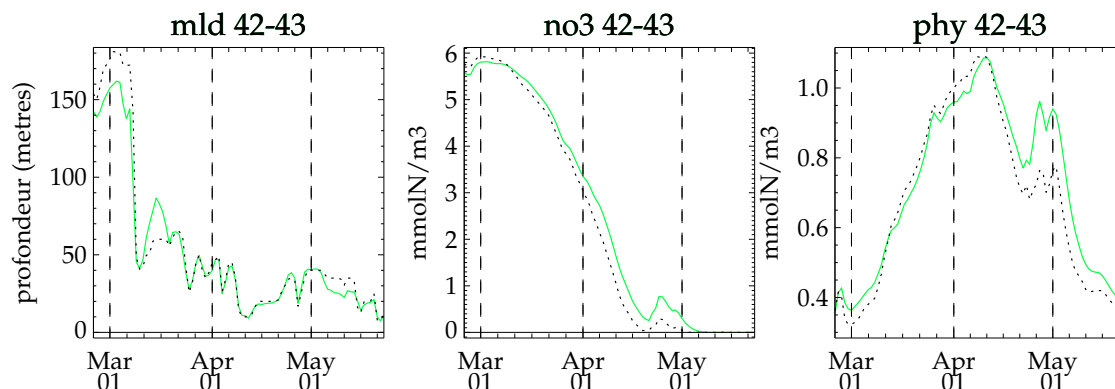


FIG. 3.23 – Comparaison des caractéristiques du tourbillon A1 (courbe pointillée) avec celles des eaux environnantes (courbe verte)

tourbillon diverge du comportement moyen sur la même latitude. Dans le cas du tourbillon C4, il se différencie des eaux ambiantes par une MLD plus faible et une plus forte concentration en nitrates, cela se traduit par un développement phytoplanctonique plus précoce au sein de C4. Le tourbillon A4 montre un écart de comportement plus réduit. Le tourbillon C7 montre une MLD peu différente de celle des eaux environnantes. L'écart se traduit au niveau de la concentration maximale de phytoplancton. Il est de l'ordre de 0.1 mmolN/m^3 . Le tourbillon A2 montre une MLD légèrement plus profonde que les eaux environnantes à la même période mais surtout une plus forte concentration de nitrates de surface, cela se traduit non pas par un décalage temporel du bloom mais par une intensité plus forte que dans les eaux environnantes. Le tourbillon A7 montre une MLD hivernale 50m plus profonde que celle des eaux ambiantes et une stratification tardive de la colonne d'eau. Cela se traduit par une concentration plus faible de phytoplancton au cours du mois de mars, malgré une concentration importante de nitrates. Après la stratification, les concentrations de phytoplancton à l'intérieur et à l'extérieur du tourbillon s'équilibrent.

Les observations ont décrit A1 comme un tourbillon particulier. Il présente, d'après les données, de fortes concentrations de nutriments et de phytoplancton ainsi qu'une population fortement dominée par les diatomées (Leblanc *et al.*, 2005 ; Fernandez *et al.*, 2005a ; Gascard *et al.*, en préparation). D'après le modèle, le tourbillon A1 ne présente que peu de différences dans l'évolution du bloom par rapport aux eaux environnantes si ce n'est un second pic plus

intense (Fig 3.23). Cette divergence par rapport aux observations s'explique par la structure verticale très spécifique de cet anticyclone qui est en fait décrit comme étant formé par deux structures superposées : un "meddy" sous un "swoddy" (type de structure particulier décrit par Pingree et Lecann, 1992). Cette structure n'a pu être reproduite par le modèle, dès l'état initial, ce qui explique la relative banalité de ce tourbillon.

Pour étudier le fonctionnement du système dans les tourbillons qui montrent une évolution décalée du développement printanier en comparaison des eaux environnantes, nous avons tracé l'évolution de la MLD, des nitrates, du phytoplancton, de la PN, du f-ratio ainsi que de la PCN et du e-ratio au coeur de plusieurs tourbillons : A2, A7, C4 et C7 (Fig 3.24). Comme précédemment, les caractéristiques des tourbillons sont celles simulées en leurs centres dont la position est déterminée à partir d'un critère de hauteur dynamique.

Les différents tourbillons de notre zone d'étude présentent des MLD hivernales très variables. Le maximum étant pour la structure A7 avec une profondeur de l'ordre de 240m et le minimum pour la structure C4 avec une profondeur maximale de 100m.

Ces variations de MLD initiales ne se traduisent pas linéairement dans les concentrations de NO_3 de surface. Cet écart peut traduire la variation méridienne de la position de la nutricline (plus profonde au Sud) ainsi que la déformation des isolignes de concentration.

Le bloom par son déclenchement et son intensité répond aux conditions de limitation à la fois par la lumière et par les nutriments existant au sein de chaque tourbillon. On constate que le bloom débute dès le début de la simulation dans les structures présentant de faibles MLD, c'est à dire C4 et C7, mais que l'intensité est plus forte au sein de C4 où la disponibilité en nitrates est plus forte.

Le tourbillon A7 montre un délai plus important avant le début du développement phytoplanctonique qui s'explique par une MLD forte au début de la simulation et donc une disponibilité en lumière moindre.

Si on considère qu'il n'y a pas d'apports de nitrates après la stratification, la date à laquelle les nitrates sont épuisés dépend, pour chaque tourbillon, de la quantité de nitrates

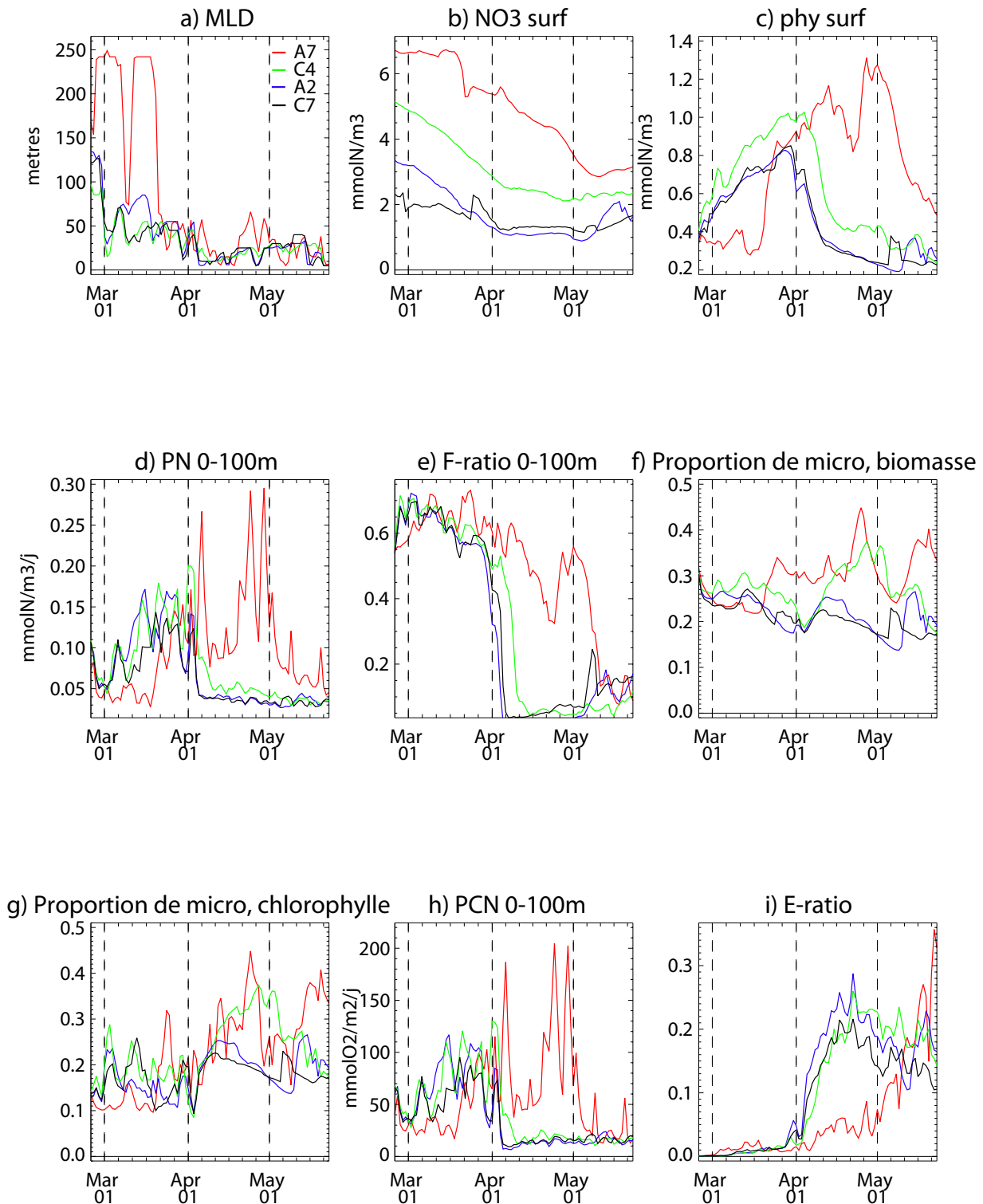


FIG. 3.24 – Evolution des caractéristiques biogéochimiques au cœur de différents tourbillons de notre zone d'étude : A7, A2, C4, C7. a) Profondeur de la couche de mélange (MLD), b) Concentration en nitrates, c) biomasse phytoplanctonique, d) production nouvelle, e) f-ratio, proportion de microphytoplancton f) en terme de biomasse, g) en terme de chlorophylle, h) production communautaire nette et i) e-ratio à 200m

initiale ainsi que de la date de début de bloom. Il n'y a pas de relation linéaire entre la quantité de nitrates disponibles et l'intensité de la production nouvelle dans tous les tourbillons. Il semble que ce soit le cas en particulier des structures C4 et C7. Au vu de leurs quantités de nitrates initiales, les PN qu'elles montrent apparaissent longues et intenses.

Afin d'estimer les apports de nutriments au sein des tourbillons, nous comparons l'intensité de la production nouvelle et la quantité de nitrates disponibles dans les 100 premiers mètres de la colonne d'eau. Nous comparons nos résultats avec ceux de Fernandez *et al.* (2005a) qui ont réalisé une étude similaire à partir des données obtenues au cours des Legs 1.

Ainsi au sein de C4, la production nouvelle intégrée sur la durée totale de la simulation représente une consommation de 3.28mmolN/m^3 or la concentration initiale de nitrates est de 4.78mmolN/m^3 . Ce qui permet de soutenir l'ensemble de la PN avec les apports convectifs de NO_3 . Dans le même temps, la concentration en nitrates diminue de 3.01mmolN/m^3 . Il y a donc une différence minime de 0.17mmolN/m^3 entre l'utilisation des nitrates et la diminution de leur concentration. Les apports convectifs hivernaux ne sont donc pas la seule source de nitrates au sein de ce tourbillon. Cette différence s'explique, dans notre modèle, par un apport advectif de nitrates. Fernandez *et al.* (2005a) ont également montré pour ce même tourbillon qu'il existait une autre source de nitrates que l'apport convectif. Il faut néanmoins noter que l'écart entre diminution des nitrates et utilisation attendue est, dans leur étude, estimé à 3mmolN/m^3 entre P1 et P2. Sur cette période, le modèle décrit une diminution de nitrates proche de celle observée mais la PN est plus faible que celle estimée par Fernandez *et al.* (2005a).

La proportion de microphytoplancton, aussi bien en biomasse qu'en chlorophylle, de surface (Fig 3.24e et f) au sein de ces tourbillons est comprise entre 10 et 45% et montre une importante variabilité temporelle. Cette variabilité apparaît également dans la distribution latitudinale (Fig 3.11) néanmoins les structures A7 et C4 montrent des valeurs fortes en comparaison de la moyenne latitudinale pendant le mois d'avril. Les tourbillons C7 et A2 présentent, eux, des valeurs constamment inférieures à 30%. Il apparaît que les structures

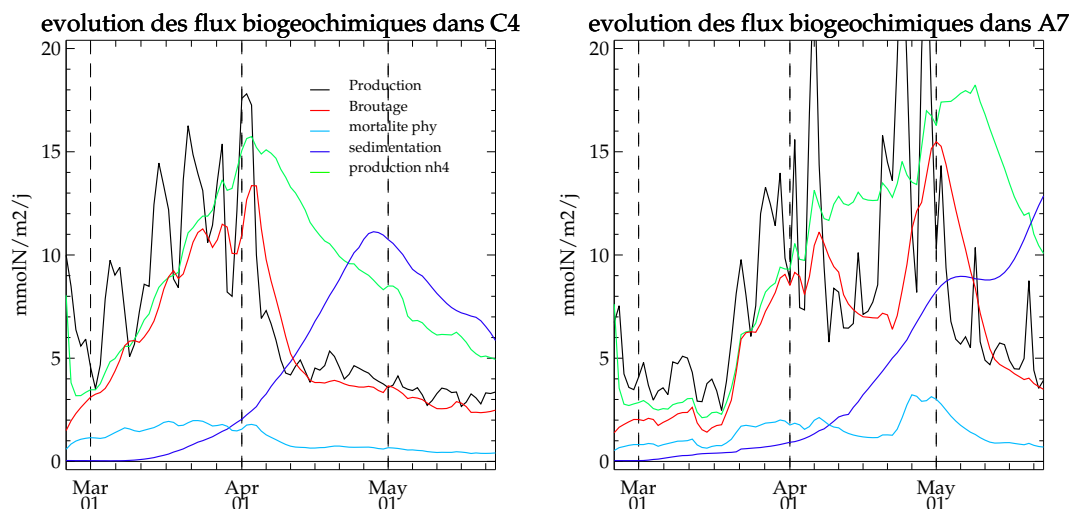


FIG. 3.25 – Evolution des flux de production primaire (noir), broutage (rouge), sédimentation (bleu foncé) et production de NH_4 (vert) dans les tourbillons C4 et A7

les plus riches en nitrates montrent également une forte proportion de diatomées, au regard des eaux environnantes. Ces résultats sont en accord avec l'hypothèse selon laquelle ces organismes seraient “opportunistes”³ (Claustre *et al.* 2005).

Comme en moyenne sur le domaine, la production communautaire nette indique, dans les tourbillons, un système dominé par l'autotrophie (Fig 3.24g). C4, A2 et C7 montrent des évolutions équivalentes avec une diminution brutale de la PCN début avril, à la fin du bloom, mais A7, en accord avec la production, montre des valeurs beaucoup plus fortes (d'un facteur 2) sur une période plus longue.

L'étude du fonctionnement du système au sein des tourbillons C4 et A7 (Fig 3.25) montre de fortes valeurs de production primaire. Dans le cas de C4, le flux de sédimentation apparaît plus élevé que dans les eaux environnantes (maximum à $11 \text{ mmolN/m}^2/\text{j}$ contre 9 pour les eaux ambiantes, Fig 3.13). Dans le cas de A7, aucune différence n'apparaît en terme de sédimentation en comparaison des eaux ambiantes (il faut néanmoins noter que le pic de sédimentation n'est pas achevé à la fin de notre simulation).

Il apparaît donc, au vu des rapports entre les flux biologiques, que la matière organique produite au sein de ces structures montre une tendance plus forte à l'export que dans les

³un organisme opportuniste est un organisme qui profite de conditions favorables (en terme de nutriments, compétition..) pour se développer en forte abondance

eaux environnantes (Fig 3.24).

3.1.5 Fonctionnement de l'écosystème aux sites des legs 2

Dans cette section, nous avons mis en évidence l'importance de la variabilité spatiale des principaux stocks et flux de l'écosystème en réponse à la dynamique. Reste à comparer, dans la mesure du possible, ces résultats avec les observations effectuées au cours des legs 2. En effet, les stations de legs 2 étaient situées en certains points particuliers du domaine afin d'y étudier le fonctionnement de l'écosystème. Il semble donc important de comparer les résultats du modèle avec les données récoltées à ces stations, afin de réaliser une ébauche de validation 3D du modèle et de remettre ces données dans un contexte spatio-temporel.

Au cours de chaque campagne, les legs 2 se sont focalisés sur les structures localisées dans la partie centrale du domaine : le front à 41°N, le tourbillon A1 et les tourbillons C4 et A2.

Au moment de P1L2, le modèle décrit toujours une forte variabilité méridienne qui se traduit par un gradient S-N de nitrates et un gradient inverse de chlorophylle et de biomasse. La production primaire simulée montre également des valeurs fortes au niveau des tourbillons C4 et A2 ainsi qu'au niveau de certains filaments (Fig 3.15).

La position des quatre sites étudiés à cette période est indiquée sur la figure 3.26.

L'étude de la figure 3.27 révèle que, pour cette période, le modèle approche relativement bien les valeurs de chlorophylle des sites 2 et 3 (c'est à dire du front C4/A2 et de C4). Les concentrations aux sites 1 et 4 (A1) sont sous-estimées.

Les données de production nouvelle (S. L'Helguen, communication personnelle) sont sur-estimées par le modèle au niveau du tourbillon C4 et au bord Est de A2 (où se trouve le site 2) . La production dans A1 et A2 (site 1) est assez bien reproduite. La PCN montre des valeurs fortes aux sites 1, 2 et 3 en comparaison du site 4 localisé plus au Nord. A l'exception du site 3, la PCN mesurée est reproduite par le modèle.

Sur cette période, la comparaison des résultats produits par l'utilisation de notre modèle complexe et de LOBSTER montre des divergences principalement dans l'intensité de la

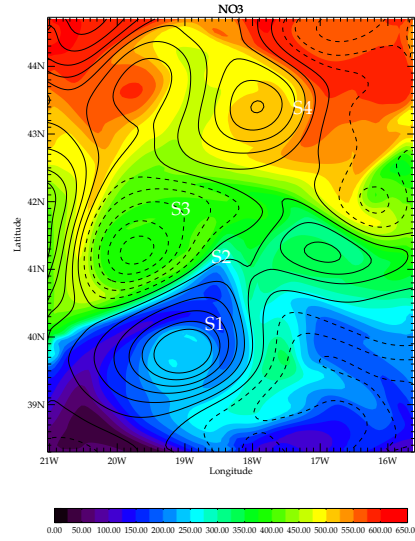


FIG. 3.26 – Position des sites de P1L2 sur un champ de nitrates intégré entre 0 et 100m. Les isolignes représentent le champ de hauteur dynamique (intervalle= $0.2\text{m}^2\text{s}^{-2}$). Les valeurs positives sont représentées par des isolignes en traits pleins, les valeurs négatives par des tirets. Cette figure représente la des champs moyens sur la durée du leg (entre le 28 février et le 19 mars).

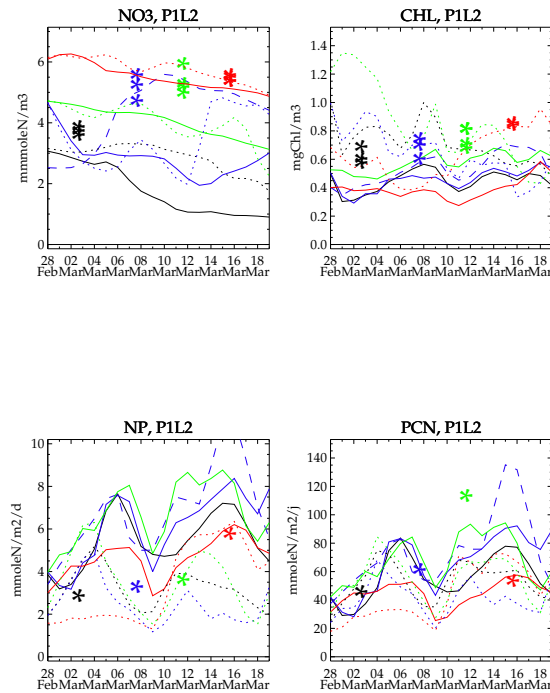


FIG. 3.27 – Evolution temporelle de a) la concentration en nitrates de surface, b) la concentration en chlorophylle de surface, c) la production nouvelle et d) la production communautaire nette simulées par le modèle (en trait plein), pendant P1L2 aux stations 1 (courbe noire), 2 (courbe bleue), 3 (courbe verte) et 4 (courbe rouge), comparée aux observations (étoiles) et aux résultats de LOBSTER (courbes pointillées).

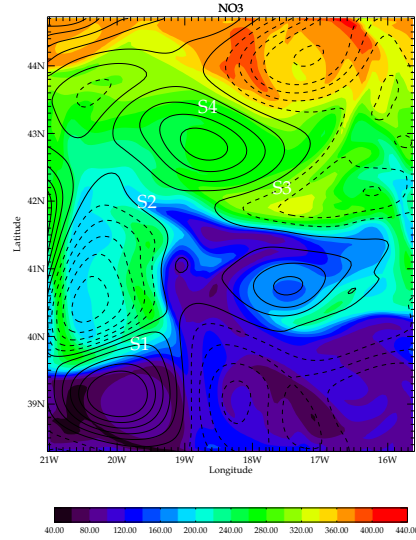


FIG. 3.28 – Position des sites de P2L2 sur un champ de nitrates intégré entre 0 et 100m. Les isolignes représentent le champ de hauteur dynamique (intervalle= $0.2\text{m}^2\text{s}^{-2}$). Les valeurs positives sont représentées par des isolignes en traits pleins, les valeurs négatives par des tirets. Cette figure représente la des champs moyens sur la durée du leg (entre le 17 avril et le 3 mai).

production nouvelle et du f-ratio (qui entraîne un déficit de nitrates dans notre modèle au site 1). Les écarts dans la concentration en chlorophylle tendent à s'atténuer au cours du leg sauf pour le site 4.

Pendant P2L2, le modèle montre un gradient S-N de nitrates, de chlorophylle et de production primaire ainsi qu'une activité plus faible dans C4, A4 et A2 que dans les eaux ambiantes. De plus, certains fronts montrent une activité importante au regard des eaux ambiantes.

La position des quatre sites étudiés à cette période est indiquée sur la figure 3.28.

Les données ne montrent pas, d'une manière générale, un épuisement de nitrates de surface aussi marqué que celui simulé par le modèle.

Comme montré dans les résultats précédents, l'utilisation de nitrates en surface simulée par le modèle est supérieure aux observations. Cela conduit à une sous-estimation globale de la concentration en nitrates de surface pendant P2. Ce défaut s'applique sur tous les sites indifféremment. A l'exception notable du site 4, c'est également le cas de la chlorophylle de

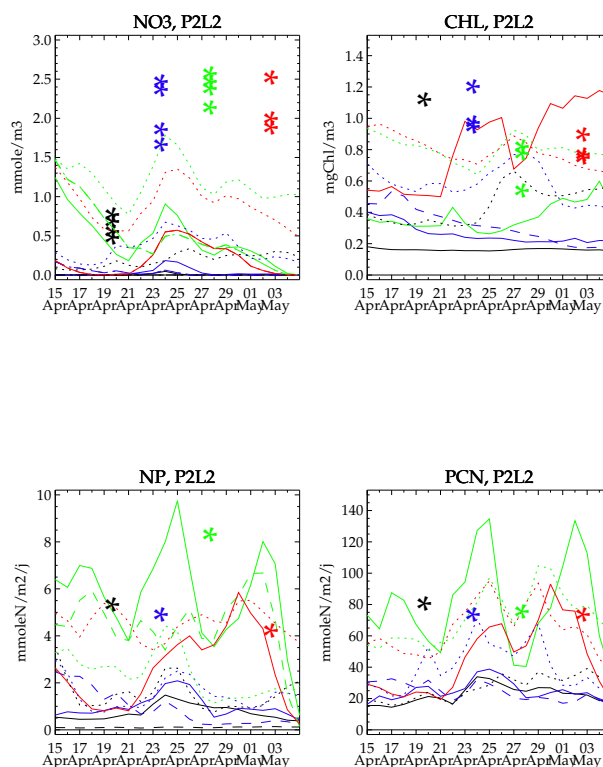


FIG. 3.29 – Evolution temporelle de a) la concentration en nitrates de surface, b) la concentration en chlorophylle de surface, c) la production nouvelle et d) la production communautaire nette simulées par le modèle (en trait plein), pendant P2L2 aux stations 1 (courbe noire), 2 (courbe bleue), 3 (courbe verte) et 4 (courbe rouge), comparée aux observations (étoiles) et aux résultats de LOBSTER (courbes pointillées).

surface. La production nouvelle et la PCN sont sous-estimés pour les sites 1 et 2 (A2 et C4). Les sites 3 et 4 sont mieux reproduits.

Ces résultats indiquent que le modèle “anticiperait” la diminution de l’activité biologique et le passage à un fonctionnement plus hétérotrophe dans les tourbillons A2 et C4. Ce qui s’accorde avec la constatation que le modèle sur-estimait la production nouvelle, dans ces structures, pendant P1L2.

La comparaison avec LOBSTER montre une production nouvelle et une concentration en nitrates systématiquement déficitaire pour notre modèle. Il en est de même pour la chlorophylle sauf pour le site 4 (A1).

Globalement, la comparaison avec les données et le modèle LOBSTER montre une pro-

duction nouvelle trop forte au cours de P1L2 cela se traduit par une utilisation rapide des nitrates qui entraîne un achèvement précoce du bloom car la couche de surface n'est plus suffisamment réalimentée après la stratification de la colonne d'eau. La sous-estimation des nitrates de surface et de la production nouvelle au cours de P2L2 est également visible avec l'utilisation du modèle LOBSTER. Lévy *et al.* (2005b) suggèrent que ce défaut provient d'une sous-estimation de la MLD par le modèle en situation de vents intenses et de réchauffement de la colonne d'eau (défaut attribué à l'utilisation d'un modèle de mélange vertical turbulent, Mellor et Blumberg, 2004).

Par ailleurs, les choix d'initialisation que nous avons fait limitent la variabilité spatiale au début de notre simulation en terme de biomasse des différents organismes et en terme de structuration des populations phytoplanctoniques. Or cette variabilité peut être importante, à mésoéchelle, en hiver (Popova *et al.*, 2002) et se propager dans le temps (compte tenu de la "mémoire des tourbillons").

Outre la structure de leur réseau trophique (structure qui avec une paramétrisation adéquate n'entraîne que de faibles différences en terme de production et d'export (Mémery *et al.*, en préparation)), la principale différence entre ces deux modèles provient des périodes qu'ils avaient pour objectifs de reproduire et en fonction desquelles ont été adaptées les paramétrisations. Notre modèle a été paramétrisé dans le but de pouvoir reproduire de manière satisfaisante l'ensemble du cycle annuel de l'écosystème au sein du domaine POMME. Comme nous l'avons vu, dans la partie 1 consacrée à cette étude, les principales difficultés de simulation provenaient de la reproduction des stocks et flux observés en conditions hivernales. C'est ce qui a contraint le choix de notre set de paramètres. Le modèle LOBSTER, en revanche, a été paramétrisé spécifiquement pour reproduire la période printanière et ne permet pas de simuler un cycle annuel réaliste.

La paramétrisation est donc un compromis entre le degré de réalisme à une période donnée et la durée de la simulation.

3.1.6 Synthèse

En plus d'une variabilité saisonnière bien marquée, les concentrations et flux simulés par le modèle présentent une forte variabilité spatiale. Cette distribution des traceurs et des flux biologiques s'organise à différentes échelles (décrites ici comme la grande, la méso et la subméso échelles).

A grande échelle, ils sont contraints par la répartition de la profondeur hivernale de couche de mélange. Elle détermine à la fois le mélange vertical des traceurs ainsi que la distribution de lumière et de nutriments, conditionnant donc les limitations de PP. Cela contraint l'intensité des flux d'entrée de matière dans le système et leur variation temporelle. Au sein du système, l'intensité de l'ensemble des flux est alors affectée. Néanmoins, l'équilibre entre les flux au sein du système ne varie pas de manière importante avec la latitude.

A moyenne échelle, les tourbillons sont partiellement isolés des eaux ambiantes. Certains présentent également de faibles MLD hivernales et sont relativement isolés de la subsurface. Ces particularités dynamiques entraînent un déclenchement précoce du bloom dans ces structures, à l'origine d'un fort contraste avec les eaux environnantes. Compte tenu de l'isolement de ces masses d'eau, ce contraste est conservé durant toute la durée de la simulation. La distribution des caractéristiques biogéochimiques au sein de ces structures résulte de l'histoire des masses d'eau.

Par ailleurs, l'existence de gradients de MLD à sub-mésoéchelle entraîne une variabilité de la PP ainsi que des concentrations de phytoplancton à cette échelle. Cette variabilité répond à des apports localisés de nutriments ainsi qu'au mélange des organismes sur la verticale. A cette échelle, les organismes peuvent également être soumis à un transport sur l'horizontale. Contrairement à la mésoéchelle, la distribution des traceurs à cette échelle apparaît liée uniquement à la dynamique locale instantanée.

A ces trois échelles spatio-temporelles, la dynamique participe au contrôle de la PP à travers la disponibilité en nutriments et en lumière. Ces trois échelles ont une influence forte sur la distribution de la PP mais cette influence varie au cours du cycle saisonnier.

Nous avons également mis en évidence une variation de la structuration du phytoplancton en réponse aux différentes échelles. On note un gradient S-N de la proportion de diatomées

dans la chlorophylle de surface. Les tourbillons montrent une proportion de diatomées corrélée à la quantité de nitrates qu'ils contiennent. Des variations de la structuration phyto-planctonique apparaissent également, de manière plus limitée, au niveau des filaments.

3.2 Rôle de la dynamique dans le fonctionnement et la structuration de l'écosystème

Au cours de la section précédente nous avons montré que les champs de traceurs et de flux s'organisaient selon différentes échelles spatio-temporelles sous l'influence des processus dynamiques.

Chacune de ces échelles agit à travers différents phénomènes physiques : il faut tenir compte du fait que

- l'influence de la grande échelle se fait principalement à travers le phénomène de convection hivernale
- la moyenne échelle agit par un phénomène d'isolement advectif horizontal (Provenzale *et al.*, 1999) ainsi que par une stratification décalée en comparaison des eaux ambiantes (Klein et Hua, 1988 ; Townsend *et al.*, 1994).
- la petite échelle montre des "cheminées" d'advection verticale localisées au niveau des filaments (Lévy *et al.*, 2001 ; Lévy et Klein, 2004) et de forts gradients de MLD.

Ces phénomènes ont été mis en évidence dans la section consacrée aux transports de traceurs conservatifs. L'ensemble de ces processus agit sur la distribution de l'activité biologique à travers celle de deux éléments limitants de la PP : la lumière et les nutriments (Lévy, soumis et références internes).

Nous cherchons à quantifier les différentes échelles de variabilité en fonction du temps et à savoir quel contrôle elles exercent. Pour chaque échelle, nous étudions les processus mis en jeu et leur importance relative sur les éléments limitants.

3.2.1 Analyse spectrale

Dans le but d'étudier la contribution des différentes échelles spatiales dans la distribution des variables biogéochimiques, nous appliquons une transformation 2D de Fourier à chaque

champ de variable. Cette transformation consiste à décomposer le champ 2D en un spectre de densité en lien avec le nombre d'onde ⁴.

Pour les échelles spatiales comprises entre la centaine et la dizaine de kilomètres, qui sont donc comprises entre celles des tourbillons mésoéchelle et les petites échelles, les spectres sont représentés par une fonction de la forme $k^{-\beta}$. k étant le nombre d'onde et la valeur de β caractérisant la distribution spatiale de la quantité étudiée. Le rapport log/log de ce spectre permet d'en définir la pente $-\beta$. La valeur de cette pente permet de caractériser les échelles spatiales de distribution des variables étudiées : plus β est petit plus les petites échelles sont énergétiques. L'étude de l'évolution temporelle de cette pente décrit la variation de l'importance des différentes échelles en fonction du temps.

Plusieurs études ont montré que le spectre du phytoplancton n'était pas constant mais qu'il variait, d'après des données *in situ* et satellitaires, entre des valeurs de k^{-1} et k^{-3} (Gower *et al.*, 1980 ; Yoder *et al.*, 1993 ; Washburn *et al.*, 1998 ; Martin et Srokosz, 2002). Ce spectre est partiellement dû au forçage par la dynamique (Abraham *et al.*, 2000) mais le phytoplancton ne se distribue pas comme un traceur purement conservatif ce qui implique que des facteurs biologiques influencent également son spectre (Abraham *et al.*, 1998 ; Abraham et Bowen, 2002 ; Martin *et al.*, 2002 ; Franks, 2005). Selon l'échelle considérée, les processus mis en jeu varient. La comparaison de l'évolution des pentes des spectres du phytoplancton, d'éléments nutritifs, de la MLD et du zooplancton permet de déterminer, en fonction du temps, quelles sont les échelles de variabilité du phytoplancton et des éléments qui contrôlent son développement.

Lévy *et al.* (2005a) ont montré la forte contrainte exercée par les limitations par les nutriments et la lumière sur la distribution méridienne de la chlorophylle et son évolution saisonnière. Les études 1D et 3D réalisées au cours de ce travail ont également montré que la disponibilité en lumière (à travers la MLD) et en nutriments sont deux facteurs qui contrôlent

⁴le nombre d'onde traduit le nombre d'oscillations d'une onde par unité de longueur. L'unité de cette grandeur est radian/s. Elle est inversement proportionnelle à la longueur d'onde et s'écrit $k = \frac{2\pi}{\lambda}$ où λ est la longueur d'onde

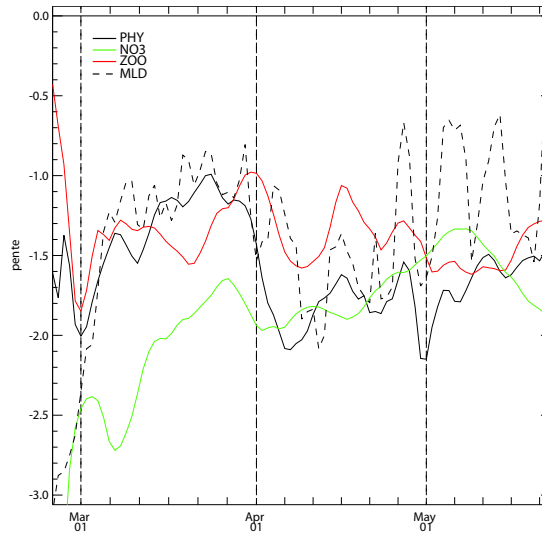


FIG. 3.30 – Evolution temporelle de la pente du spectre 2D de Fourier pour les nitrates, le phytoplancton, le zooplancton et la MLD sur les 100 premiers mètres de la colonne d'eau. Tirets=MLD, courbe noire= phytoplancton, courbe verte= NO₃, courbe rouge=zooplancton.

l'évolution temporelle et la distribution de la production primaire.

La figure 3.30 montre l'évolution des pentes de la MLD, des nitrates et du phytoplancton sur les 100 premiers mètres de la colonne d'eau. L'évolution des pentes pendant les 10 premiers jours de la simulation correspond à une phase d'ajustement par rapport à l'initialisation.

La corrélation entre les pentes du phytoplancton et de la MLD puis des nitrates décrit l'évolution temporelle des limitations auxquelles est soumise la PP. La pente du phytoplancton intégré est proche de celle de la MLD jusqu'à début avril, ensuite la pente augmente et tend à se rapprocher de celle des nitrates. Cette évolution semble correspondre à la transition d'un régime fortement dépendant de la MLD (et donc de la lumière) vers une limitation par les nutriments lorsque la colonne d'eau est stratifiée à travers l'ensemble du domaine. Les fluctuations des pentes de ces variables au cours du temps indique une évolution de l'influence relative des différentes échelles spatio-temporelles.

Ces analyses indiquent que les distributions du phytoplancton et des nutriments montrent une dépendance variable aux échelles spatiales en fonction du temps. Cette évolution n'est pas le seul fait de forçages dynamiques mais également de processus biologiques.

Les pentes de spectres des différents groupes phytoplanctoniques montrent une évolution

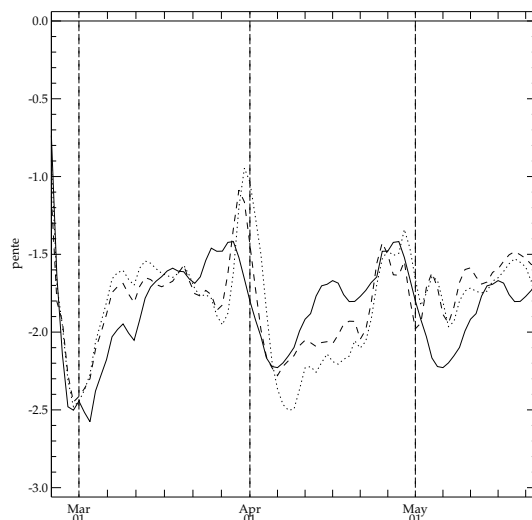


FIG. 3.31 – Evolution temporelle de la pente du spectre 2D de Fourier des trois classes phytoplanctoniques (diatomées en trait plein, flagellés en pointillés et picoplancton en tirets)

très similaire qui met ainsi en évidence une contribution identique des différentes échelles à leur répartition spatiale (Figure 3.31) et donc une dépendance équivalente des trois groupes aux différents facteurs de contrôle.

3.2.2 Facteurs limitants de la production primaire, échelles de variabilité et processus physiques associés

3.2.2.1 Rôle de la dynamique sur la limitation par la lumière : distribution de la MLD

En moyenne, la disponibilité en lumière contraint la répartition du phytoplancton au début de notre simulation.

C'est la profondeur de la couche de mélange qui détermine en grande part la disponibilité en lumière pour le phytoplancton. En effet, considérant que les cellules sont mélangées au sein de cette couche, nous considérons un PAR moyen (qui représente la somme de la lumière disponible à chaque niveau vertical divisée par la profondeur) sur la couche de mélange.

Dans le cas de notre domaine d'étude, on ne constate pas de variabilité à mésoéchelle aussi importante que dans les zones de convection profonde en Méditerranée (Lévy *et al.*, 1998), néanmoins on observe des écarts de MLD de l'ordre de 50m entre certains tourbillons et les eaux environnantes, en hiver et au cours de la stratification. C'est le cas, en particulier

au sein des structures C4, A4 et C7 (qui présentent des MLD inférieures à celles eaux ambiantes) et du tourbillon A7 (qui montre une MLD plus importante que les eaux ambiantes). Dans les structures où la MLD hivernale était faible, le bloom a débuté précocément. En revanche, dans A7 le bloom démarre plus tardivement que dans les eaux environnantes (*voir section 3.1.3 page 160*). L'isolement relatif des tourbillons se traduit par une "mémorisation" de ces contrastes initiaux. Cela entraîne l'existence simultanée de différentes étapes du bloom à travers le domaine. Ces observations ont également été faites par Karrasch *et al.* (1996) et Townsend *et al.* (1994), en Atlantique Nord.

La variabilité de la MLD est surtout visible à sub-mésoéchelle, au niveau des fronts séparant deux tourbillons. Ainsi, au 11 mars, on observe un gradient de 50 à 160m de profondeur sur une distance de 20km entre le bord du tourbillon (C4) et le front (Fig 2.11).

A cette même date, il est à noter que ces fronts et donc ces maxima de MLD coïncident avec des minima de phytoplancton malgré une concentration en nitrates non limitante (Fig 3.15). Le phytoplancton est donc soumis à une limitation de production du fait du mélange sur une profondeur importante. Les faibles valeurs de pente des spectres de MLD et de phytoplancton, au cours du mois de mars, (Fig 3.30) attestent de l'influence de la petite échelle sur la distribution de la MLD et du phytoplancton à cette période. A cette échelle, les variations de la MLD influent instantanément sur la production, elles ne sont pas "gardées en mémoire" comme dans le cas des tourbillons.

La variabilité de la MLD montre une évolution saisonnière. Elle est plus faible à partir de la fin de la stratification. Localement aucun gradient important n'apparaît plus au niveau des fronts à partir de fin mars (Fig 2.11). Le rôle de la MLD sur la distribution du phytoplancton devient alors secondaire.

3.2.2.2 Rôle de la dynamique dans la distribution des nutriments

La disponibilité en nutriments est un facteur de limitation de la production primaire dont l'influence varie au cours du temps (*voir section 3.2.1 page 186*). Le but de cette section est de déterminer quels sont les processus dynamiques qui agissent sur cette disponibilité, leur évolution dans le temps et les échelles spatiales associées.

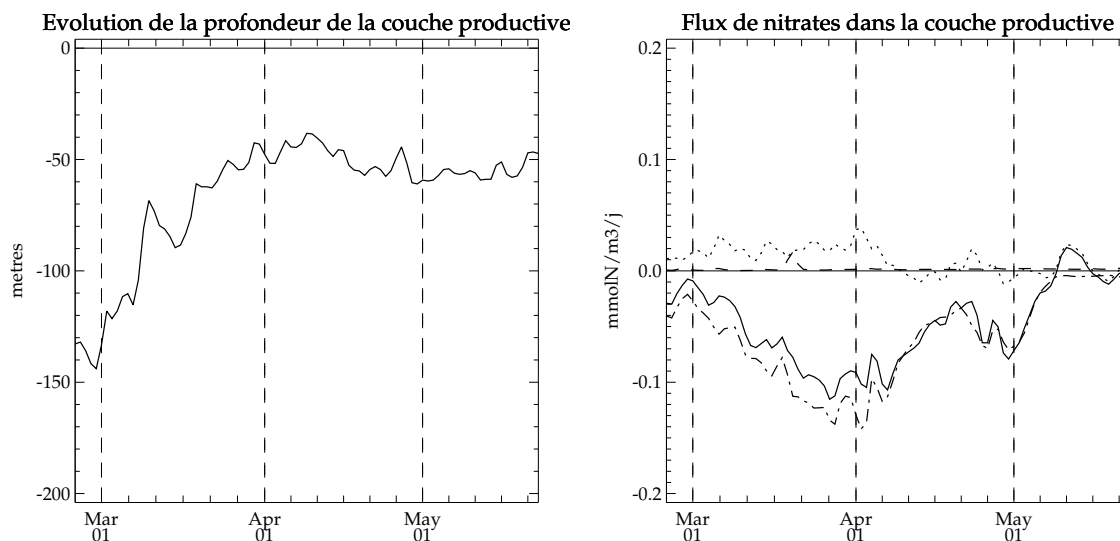


FIG. 3.32 – a) Evolution temporelle de la profondeur de la couche productive, en moyenne sur le domaine b) Evolution temporelle des flux de nitrates au sein de la couche productive, en moyenne sur le domaine. Flux total (trait plein), flux advectif total (-vertical et horizontal-pointillés), flux diffusif vertical (tirets courts) et flux biologiques (tirets + pointillés).

La figure 3.32b décrit l'évolution temporelle, en moyenne sur le domaine, des flux de nitrates au sein de la couche euphotique, ou plus précisément dans la couche au sein de laquelle évoluent les cellules phytoplanctoniques, et où la production primaire est non nulle, que nous appellerons "couche productive". Cette couche productive évolue en fonction du temps (Fig 3.32a), elle correspond à la couche de mélange si celle-ci est supérieure à la couche euphotique, sinon il s'agit de la couche euphotique.

Il apparaît que le flux total de nitrates dans cette couche est globalement négatif tout au long de la simulation, cela s'explique principalement par le fait que les flux biologiques représentent une utilisation des nitrates par le phytoplancton et donc une perte pour le compartiment des nutriments. L'importance des flux biologiques n'est que peu compensée par les flux dynamiques (advection et diffusion). En particulier, la diffusion verticale n'intervient sur le flux de nitrates qu'au début de la simulation, quand la couche de mélange est plus profonde que la couche euphotique. A partir du 20 mars, seule l'advection joue un rôle dans le transport de nitrates au sein de la couche productive. Bien que la succession des flux soit la même, cette analyse diverge de celle réalisée suite à l'ajout de traceurs conservatifs en

3.2 Rôle de la dynamique dans le fonctionnement et la structuration de l'écosystème

sub-surface (*voir expérience 2, section 2.2.2.2 page 132*) car la profondeur considérée diffère (respectivement, une profondeur constante de 90m et la profondeur variable de la couche productive).

Au sein de la couche productive, les flux dynamiques ne compensent pas, en moyenne, l'utilisation des nitrates par les producteurs primaires sur le domaine d'étude. Cela signifie que pendant notre période d'étude, la quantité de nitrates présente dans cette couche serait principalement due au mélange hivernal comme le suggèrent Lévy *et al.* (2005a) et Williams *et al.* (2000) et qu'elle diminue à partir de la stratification printanière. Néanmoins, l'advection est à l'origine d'un transport globalement positif jusqu'à mi-avril puis transitoirement fin avril et mi-mai. Ces apports de nitrates permettent un approvisionnement transitoire de la couche productive.

Cependant, il ne s'agit ici que d'une étude moyenne sur l'ensemble du domaine. Localement, l'influence des différents processus dynamiques varie.

La figure 3.33 montre les flux de nitrates pour le sud (a, entre 38.5 et 39.5°N) et le nord (b, entre 43.5 et 44.5°N) du domaine.

Au sud du domaine, le transport advectif et le mélange des nitrates sont tous les deux plus importants au début de la simulation. A partir de fin mars, l'intensité des flux diminue. En particulier, le mélange vertical est proche de zéro du fait de la stratification. A partir de mi-avril la consommation de nitrates du fait de l'activité biologique est également faible et les variations des flux totaux au sein de la couche productive sont conduites par les flux advectifs.

Au nord du domaine, au contraire, les flux sont proches de zéro au début de la simulation quand les nitrates sont répartis de manière homogène sur une profondeur importante et que la PP est limitée par la disponibilité en lumière. L'intensité de l'advection varie fortement au long de la simulation alors que les flux diffusifs sont constamment proches de zéro.

L'expérience 2 réalisée à l'aide de traceurs conservatifs ne révélait pas d'apport advectif important au nord du domaine (Fig 2.19). Cette différence provient de la profondeur considérée et du profil vertical de traceur.

Il apparaît donc que, à grande échelle, l'intensité et la répartition temporelle des flux

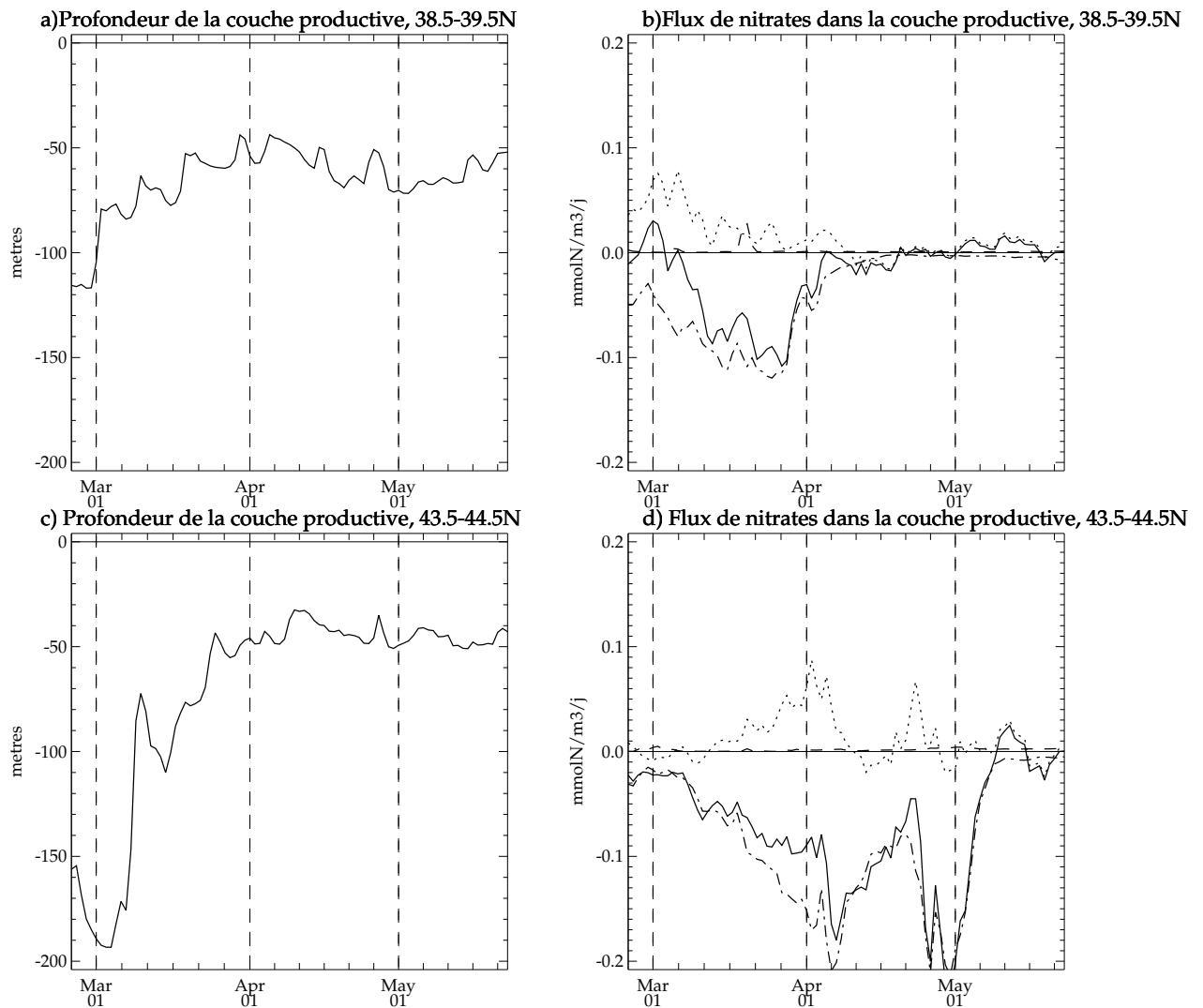


FIG. 3.33 – Evolution temporelle de la profondeur de la couche productive et des flux de nitrates au sein de cette couche. (a et b) Au sud (entre 38.5 et 39.5 °N) et (c et d) au nord (entre 43.5 et 44.5 °N) du domaine. Flux total (trait plein), flux advectif total (pointillés), flux diffusif vertical (tirets courts) et flux biologiques (tirets + pointillés).

varient.

L'étude d'un traceur purement conservatif introduit en subsurface (expérience 2) nous a montré que certains tourbillons se distinguaient par la pauvreté de leurs eaux de surface en traceur (Fig 2.17). C'est à dire que les eaux de ces tourbillons sont fortement isolées de la subsurface et donc des eaux plus riches en nitrates.

En plus de cet apport convectif réduit, la dynamique mésoéchelle influence également la quantité de nitrates dans la couche euphotique à travers la déformation des isolignes des champs de sels nutritifs. Déformation vers le haut pour les structures cycloniques, qui augmente la quantité de nitrates disponibles dans la couche euphotique (McGillicuddy et Robinson, 1997). Néanmoins, l'apport isopycnal de nutriments ne se prolonge que si le tourbillon se déplace ou s'il interagit avec d'autres structures (McGillicuddy *et al.*, 1995 ; Martin et Pondaven, 2003). Dans notre étude, les tourbillons sont déjà formés et peu mobiles, les apports de nitrates ne sont alors pas continus. Les nutriments sont alors progressivement utilisés pour la PP.

La dynamique mésoéchelle implique donc une variabilité à la fois horizontale et verticale de la distribution des nitrates. Distribution qui évolue dans le temps.

Bien qu'elles agissent de manière discontinue tout au long de la simulation, l'influence des échelles filamenteuses sur les concentrations en nitrates n'est visible sur ces graphiques qu'à partir du moment où les eaux de surface s'appauvrissent. Ainsi, la remontée de nitrates des eaux de subsurface, plus riches, à travers les processus de diffusion et advection verticales permet de maintenir une production primaire au niveau de certains fronts. C'est le cas, à la date du 10 avril, du front séparant A2 et C7 (Fig 3.17). Ces eaux riches en nutriments provenant de la subsurface sont ensuite mélangées avec les eaux ambiantes.

Les apports verticaux de nitrates ont donc une influence inégale selon les échelles considérées. A travers l'ensemble du domaine, les transports verticaux de nitrates ne semblent avoir que peu d'influence sur l'intensité et la durée du bloom. Les structures mésoéchelles modifient l'apport convectif de nitrates, par leur action sur la stratification, et entraînent une

déformation des isolignes de sels nutritifs. Au niveau local, l'advection verticale de nitrates entraîne des patchs de production qui sont ensuite transportés sur l'horizontale. Martin *et al.* (2002) ont montré qu'une telle répartition hétérogène des remontées de nutriments et la dynamique horizontale associée pouvait influencer largement sur l'intensité de la PP. Néanmoins, dans notre domaine d'étude, les vitesses d'advection verticale et les zones d'upwelling sont réduites ce qui limite leur importance sur la PP.

De plus, l'analyse spectrale étudiée précédemment a montré que la distribution du phytoplancton ne suivait pas constamment celle des nitrates. L'influence de la disponibilité en nutriments devient forte lorsque les eaux s'appauvrissent et que les nutriments deviennent l'élément limitant de la PP. C'est le cas à la fin de la simulation. C'est à cette période que les apports dynamiques de nitrates même s'ils sont d'intensité réduite ont l'influence la plus visible.

3.2.3 Rôle de l'advection et de la stratification dans la distribution de la production primaire

A méso et sub-méso échelle, les disponibilités en nutriments et en lumière sont contraintes par l'advection et la distribution de la stratification (*voir sections 1 page 107 et 3.2 page 186*). Afin de d'étudier l'impact de ces échelles spatio temporelles sur la production primaire et plus précisément de déterminer la part prise par l'advection et la distribution de la stratification dans la variabilité de la PP et par la même d'en quantifier l'influence, nous avons réalisé, sur la base de la configuration régionale OPA, deux simulations différentes : la première ne prenant pas en compte les processus d'advection sur les transports de traceurs biogéochimiques et la seconde négligeant tout phénomène d'advection y compris sur les traceurs dynamiques.

Ces deux simulations ont été réalisées à l'aide du modèle OPA régional afin de pouvoir être comparées à la simulation standard décrite précédemment.

3.2.3.1 Simulation sans advection des traceurs biogéochimiques

L'étude des grandeurs dynamiques au sein de la zone POMME a indiqué que les processus d'advection dans ce domaine s'observaient principalement à petite échelle. Cette étude

visé à en quantifier l'influence sur la PP en moyenne et régionalement.

Cette simulation s'approche de la configuration 1D utilisée dans la première partie de cette thèse. C'est à dire, une MLD dépendante de la dynamique 3D de la zone d'étude mais des traceurs passifs soumis à la seule diffusion verticale.

En moyenne sur le domaine, la comparaison des résultats, en terme de quantité de traceurs et flux de production, de la simulation dépourvue d'advection montre assez peu de différences avec la simulation de référence (Fig 3.34). En terme de nitrates et de chlorophylle, les différences entre la simulation avec (traits pleins) et sans advection (traits pointillés) montre des écarts réduits qui apparaissent dès le début de la simulation pour les nitrates mais seulement après plusieurs semaines pour la chlorophylle (à partir du 20 mars). Les tendances des différents traceurs restent néanmoins les mêmes, en moyenne sur la zone.

La modification de la disponibilité des nutriments azotés n'a que très peu d'incidence sur la répartition de la chlorophylle dans les trois classes phytoplanctoniques (Fig 3.35).

En terme d'évolution, la simulation sans advection de traceurs montre une PP plus faible que la simulation de référence à partir du 20 mars (Fig 3.36). Le f-ratio se révèle également plus faible en l'absence de phénomènes advectifs. Cela correspond à une modification du rapport entre PN et PR au profit cette dernière. La production communautaire nette montre également des valeurs légèrement inférieures à celles issues de la simulation de référence. Le e-ratio, quant à lui, ne s'écarte que transitoirement de celui de référence.

En terme de bilan, les flux de production moyens au sein du domaine ne présentent, eux aussi, que peu de variations par rapport à une simulation avec advection. Le tableau 3.2 référence les bilans de production totale, nouvelle et régénérée ainsi que d'export particulaire et montre que la production est d'une manière générale plus faible lorsque l'on ne prend en compte que la diffusion verticale. La différence est de l'ordre de 10% pour la PP et la production exportée. La différence est plus forte pour la PN que pour la production régénérée, cet écart peut s'expliquer par une influence plus importante de l'advection sur les

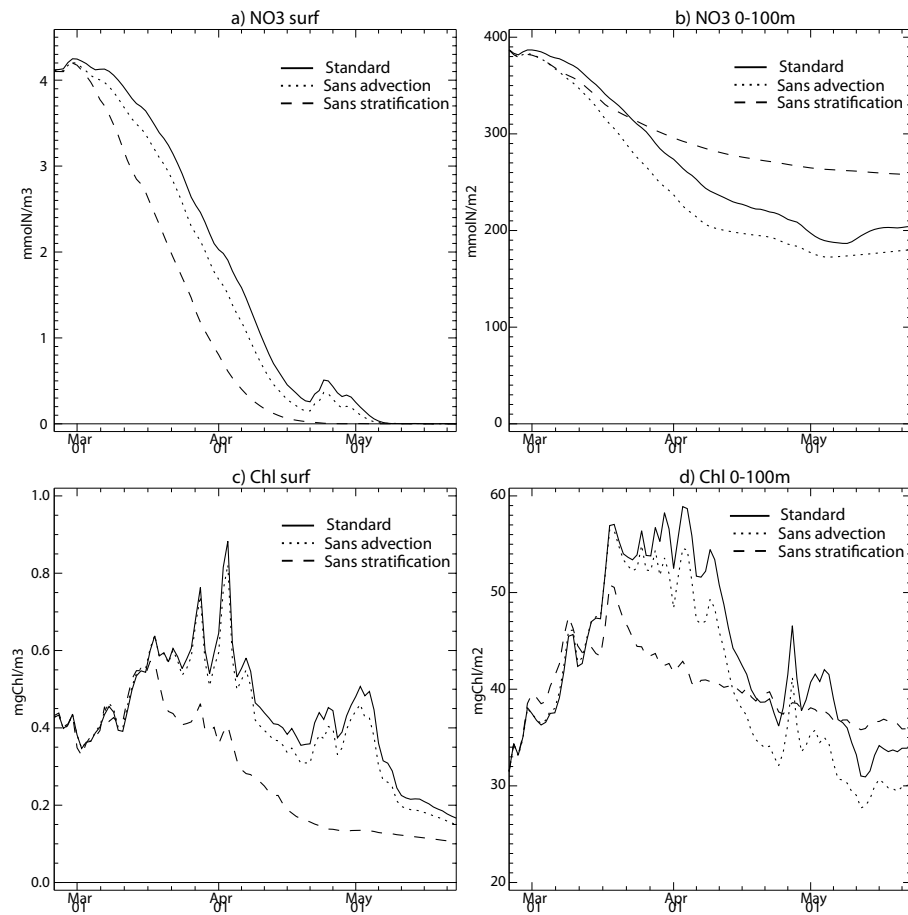


FIG. 3.34 – Comparaison de l'évolution moyenne des concentrations de nutriments et de chlorophylle pour les simulations de référence (traits pleins) et sans advection de traceurs (pointillés) ainsi que dynamique (tirets)

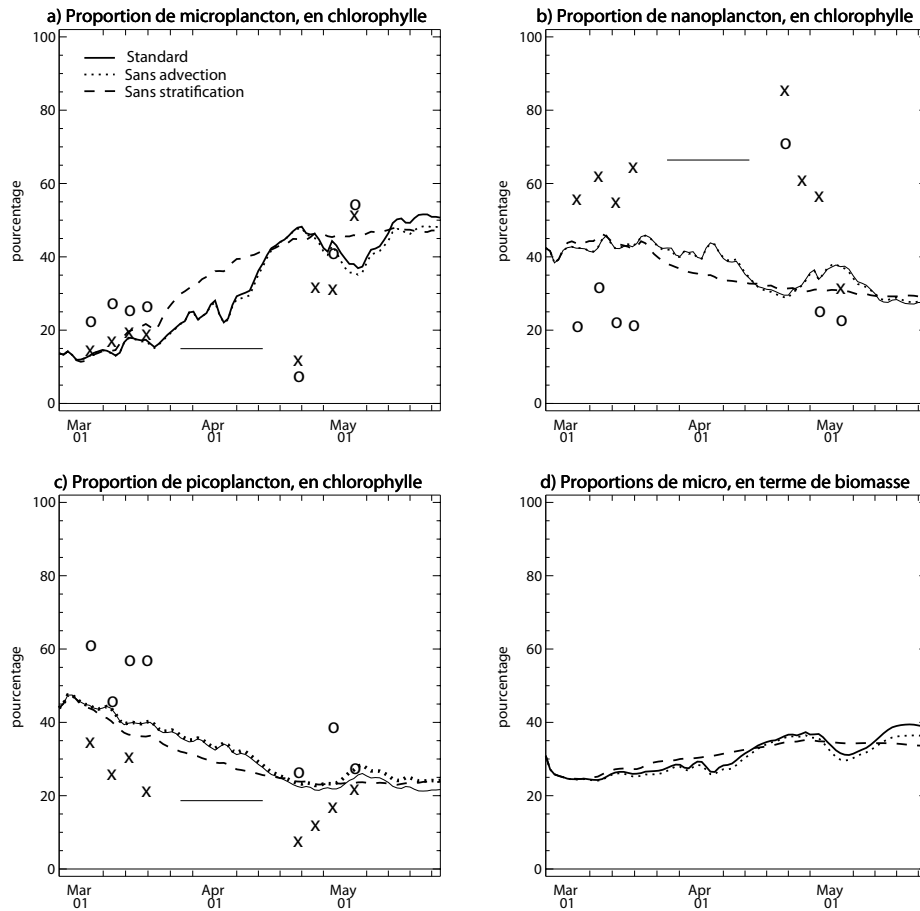


FIG. 3.35 – Comparaison de l'évolution moyenne de la répartition de la chlorophylle entre les classes de taille pour les simulations de référence (traits pleins) et sans advection de traceurs (pointillés) ainsi que sans advection dynamique (tirets). Barre horizontale = données de P2 Leg 1, Croix = données de Leg 2 obtenues par HPLC, Cercles = données de Leg 2 obtenues par filtration

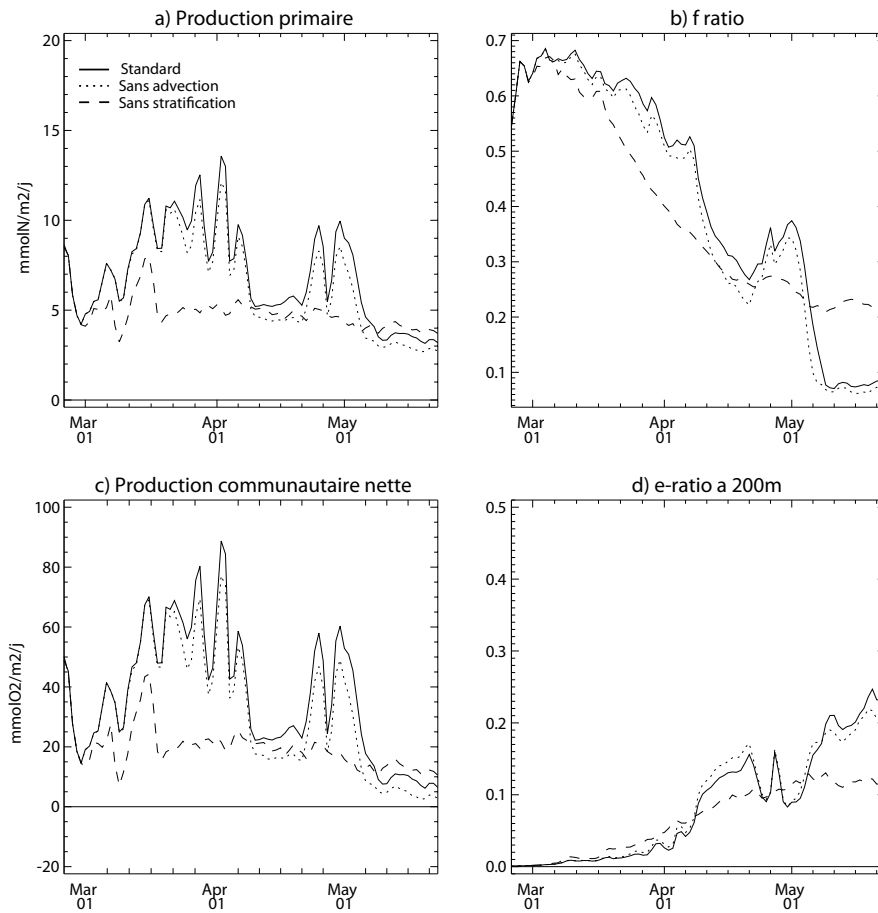


FIG. 3.36 – Comparaison de l'évolution moyenne des flux de a) production primaire, b) f-ratio, c) production communautaire nette et d) e-ratio pour les simulations de référence (traits pleins) et sans advection de traceurs (pointillés) et dynamique (tirets)

3.2 Rôle de la dynamique dans le fonctionnement et la structuration de l'écosystème

TAB. 3.2 – bilans de production totale, nouvelle et régénérée ainsi que d'export particulaire (à 200m de profondeur) pour les simulations avec et sans advection de traceurs (en $\text{mmolN/m}^2/\text{j}$)

	PP	PN	PR	PE
Simulation standard	7.997	3.791	4.206	3.805
Simulation sans advection de traceurs	7.222	3.349	3.873	3.425
Ecart par rapport à la simulation standard	-9.7%	-11.7%	-7.9%	-10%
Simulation sans advection dynamique	5.572	2.365	3.207	2.574
Ecart par rapport à la simulation standard	-30.3%	-37.6%	-23.8%	-32.3%

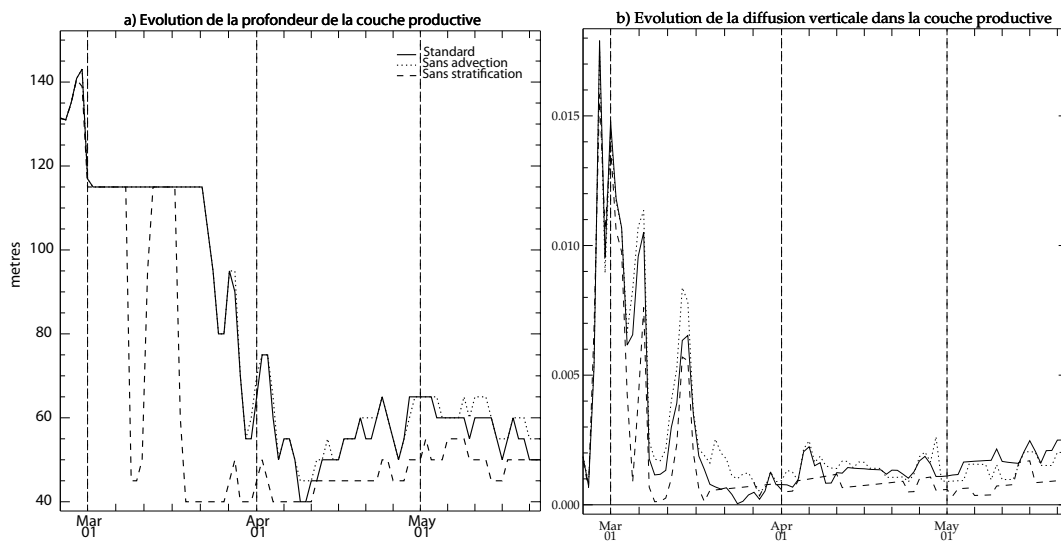


FIG. 3.37 – Comparaison de l'évolution moyenne a) de la profondeur de la couche productive et b) des flux diffusifs verticaux de NO_3 pour la simulation de référence (trait plein) et sans advection de traceurs (pointillés) et dynamique (tirets)

apports verticaux de nitrates que sur ceux de l'ammonium.

La figure 3.37 montre un flux diffusif de nitrates légèrement plus fort, sur l'ensemble du domaine, pour une simulation sans advection de traceurs. Cet écart s'explique par l'établissement d'un gradient de nitrates entre surface et subsurface plus important suite à la suppression de l'advection. Cette augmentation de gradient provoque une augmentation de la diffusion verticale de nitrates.

Le déficit de nitrates observé est donc le seul fait de la suppression de l'advection. Le flux diffusif entraînant une légère "compensation" de ce déficit.

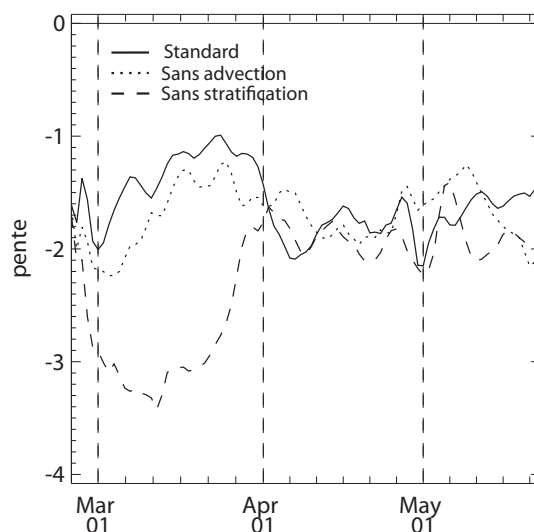


FIG. 3.38 – Comparaison de l'évolution de la pente du spectre 2D de Fourier pour le phytoplancton en intégré (sur les 100 premiers mètres de la colonne d'eau), en moyenne sur le domaine pour les simulations de référence (trait plein) ainsi que sans advection de traceurs (pointillés) et dynamique (tirets)

L'analyse spectrale des distributions horizontales (Fig 3.38) montre des pentes de phytoplancton (aussi bien en surface qu'en intégré) légèrement plus fortes que dans l'analyse de la simulation de référence au cours du mois de mars. Cette analyse s'accorde avec l'étude des apports de nitrates au sein de la couche productive qui montre une intensité plus forte de l'advection au début de la simulation. Par contre, après la stratification, les pentes des deux simulations se rapprochent, l'advection de traceurs semble jouer un rôle moins important dans la distribution du phytoplancton.

Il ne s'agit ici que d'une étude moyenne. L'évolution selon la latitude montre des différences plus marquées, entre les deux simulations, pour les latitudes les plus basses (sous 41.5°N) avec une diminution plus rapide des quantités intégrées de nitrates, le minimum étant atteint aux alentours du 20 mars à 38.5°N et conservé jusqu'à fin mai. Cela se traduit par une PP de plus faible amplitude et plus courte (Fig 3.40). Cette comparaison montre que, à ces latitudes, les apports de nutriments par l'advection sont non négligeables. Ils permettent d'entretenir une production primaire printanière plus longtemps et plus intensément. Aux hautes latitudes, le déficit en nitrates est moindre. il affecte à peine l'intensité du bloom.

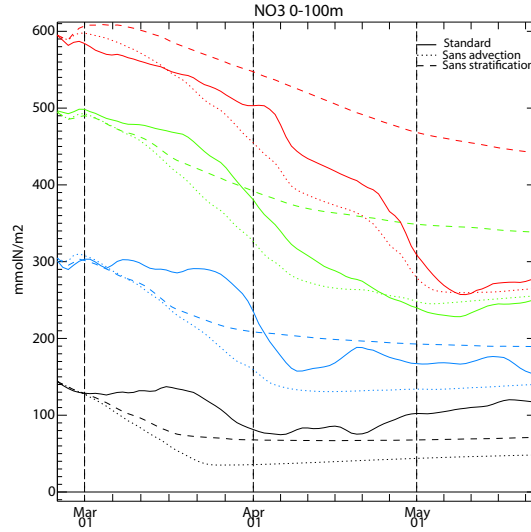


FIG. 3.39 – Comparaison de l'évolution régionale aux latitudes 38.5 (courbe noire), 40.5 (courbe bleue), 42.5 (courbe verte) et 44.5°N (courbe rouge) de la quantité de NO₃ pour les simulation de référence (traits pleins) ainsi que sans advection de traceurs (pointillés) et dynamique (tirets)

Cette différence entre les régions du domaine tient au facteur limitant ou non des nitrates sur la PP. Cette variabilité régionale corrobore les observations que nous avons faites dans la section précédente : l'influence des apports verticaux de nutriments par l'advection est d'autant plus importante que les eaux de surface sont pauvres en nutriments.

L'advection verticale des traceurs a une influence sur la PP réduite en moyenne sur la zone mais présente un effet variable selon la latitude et la saison.

L'advection ne semble pas influencer sur l'évolution de la répartition méridienne entre les différents groupes phytoplanctoniques ni en surface ni en intégré (non montré).

3.2.3.2 Simulation sans advection dynamique : influence de l'advection sur la MLD et la dynamique associée

Nous avons réalisé une simulation dépourvue de toute advection. Cela consiste à supprimer à la fois l'advection des traceurs passifs et celle des traceurs dynamiques (température, salinité). Dans ces conditions, les caractéristiques dynamiques de notre zone d'étude n'évoluent plus que sous l'action des forçages atmosphériques.

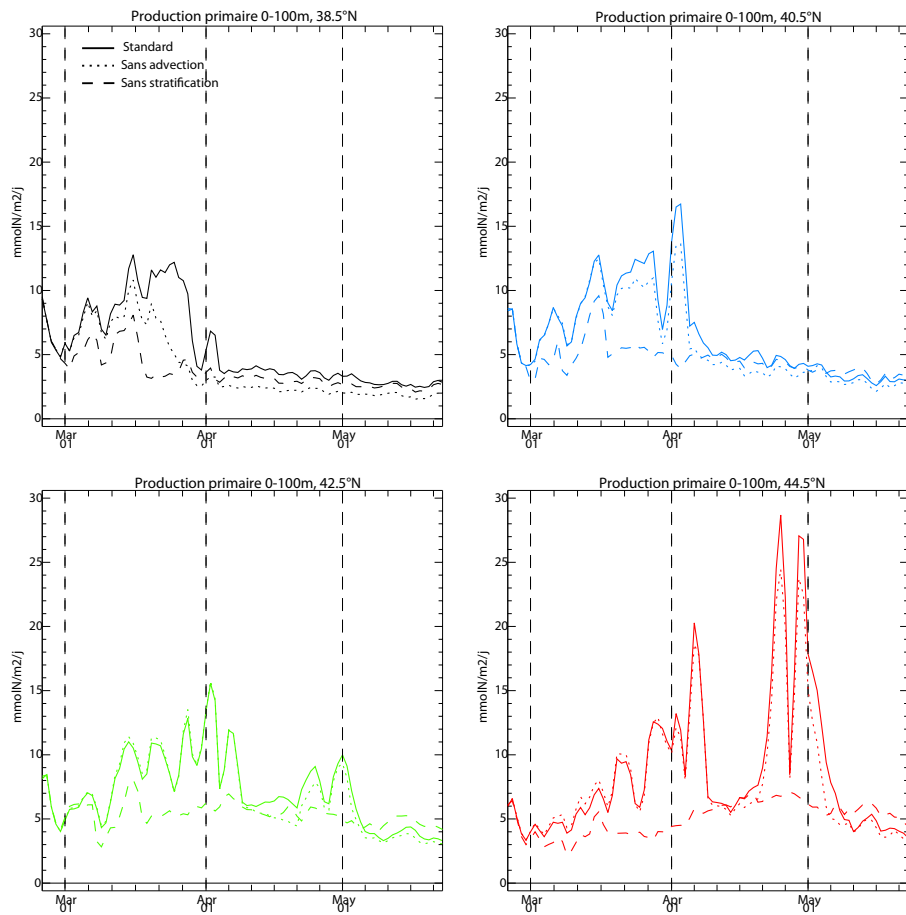


FIG. 3.40 – Comparaison de l'évolution régionale (aux latitudes 38.5, 40.5, 42.5 et 44.5°N) de la PP pour les simulation de référence (traits pleins) ainsi que sans advection de traceurs (pointillés) et dynamique (tirets)

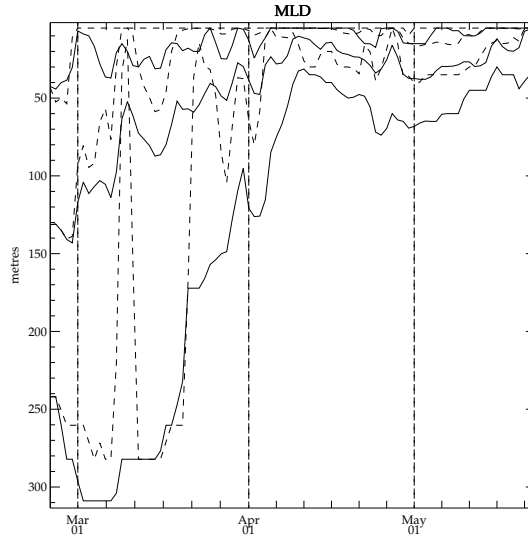


FIG. 3.41 – Comparaison de l'évolution de la MLD moyenne pour des simulations avec (trait plein) et sans (tirets) advection dynamique, encadrée des valeurs minimum et maximum

Cette configuration s'apparente à une configuration à une dimension dynamique. Elle a pour but de déterminer l'influence de la stratification aux échelles petite et moyenne sur le fonctionnement de l'écosystème planctonique.

L'advection influence la MLD et détermine ses échelles de répartition, notamment sa variabilité à petite et moyenne échelle. Ici, la MLD est uniquement déterminée par les flux de chaleur. Nous observons donc une forte différence dans la répartition de cette profondeur sur le domaine en fonction du temps par rapport à notre simulation de référence (Fig 3.41). Au niveau global, la colonne d'eau se stratifie légèrement plus rapidement que dans le cas de la simulation de référence. A partir de fin mars, la MLD moyenne est très faible avec une variance réduite (Fig 3.41). Comparée à celle d'une simulation incluant les phénomènes d'advection, la MLD montre ici une variabilité qui émerge principalement à grande échelle (Fig 3.42). De fait la suppression de l'advection réduit drastiquement la dynamique à sub-mésoéchelle et l'isolement des tourbillons à mésoéchelle.

Comme nous l'avons vu dans une section précédente, la MLD prend une importance non négligeable à la fois dans le transport des nutriments et le mélange des cellules phytoplanctoniques sur la profondeur, c'est à dire sur la lumière disponible pour la PP. Les différences observées entre les deux simulations entraînent donc une modification, à la fois de l'intensité

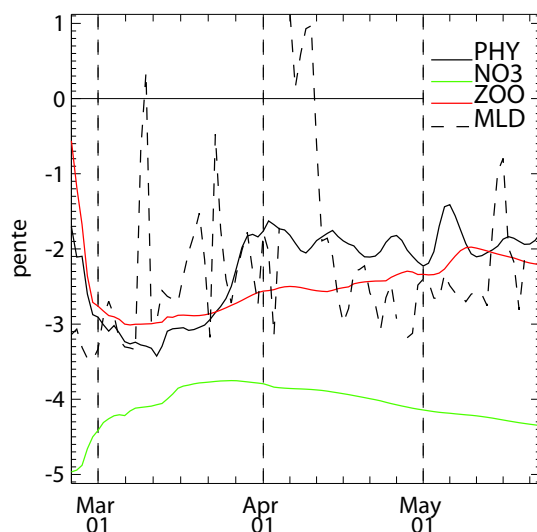


FIG. 3.42 – Evolution de la pente du spectre 2D de Fourier pour le phytoplancton (courbe noire), la MLD (tirets), les nitrates (courbe verte) et le zooplancton (courbe rouge) sur les 100 premiers mètres de la colonne d'eau, en moyenne sur le domaine pour la simulation sans advection dynamique

et de la répartition des flux de production sur notre domaine d'étude.

Au niveau global, en surface, le bloom printanier montre, dans une configuration sans advection dynamique, une intensité plus faible en terme de quantité de chlorophylle que celle sans advection de traceurs (avec un écart maximum de 0.5 mgChl/m^3 en surface par rapport à la simulation de référence) à partir de fin mars (Fig 3.34c). Cet écart semble ici s'expliquer par la différence de quantité de nitrates disponibles dans la couche de surface (avec un écart pouvant atteindre 1 mmolN/m^3 par rapport à la simulation avec advection, 3.34a).

Paradoxalement, les quantités intégrées (dans les 100 premiers mètres de la colonne d'eau) de nitrates et de chlorophylle (Fig 3.34b et d) montrent une réponse positive à la suppression de l'advection ; à partir de fin mars pour les nitrates et de fin avril pour la chlorophylle. Jusqu'à ces dates, la quantité intégrée de nitrates est inférieure à celle issue de la simulation de référence. La quantité intégrée de chlorophylle également, à l'exception d'une courte période au début de la simulation (jusqu'à mi-mars). La quantité de NO_3 diminue moins vite que dans la simulation de référence. La question est de savoir si le surplus de nitrates est dû, ici, à un apport plus important de NO_3 en provenance des couches de subsurface ou

d'une rétroaction de l'activité biologique.

D'une manière générale, la suppression des processus d'advection lisse considérablement la distribution de la MLD et, par là, les variations spatiales des limitations par les nutriments et par la lumière. Il est également à noter, que dans notre étude, la suppression de l'advection dynamique a des conséquences très différentes selon la profondeur considérée. Cela entraîne un bloom moins intense et moins long en surface alors que le bloom est plus long en intégré.

La modification de stratification de la colonne d'eau cause également un changement de structuration de la population phytoplanctonique. L'écart par rapport à la simulation de référence varie au cours du temps et peut atteindre un maximum de 15% dans le cas du microphytoplancton (Fig 3.35). Ce changement de structuration n'existe cependant que si l'on considère la chlorophylle. En terme de biomasse, la composition de la population apparaît beaucoup plus stable.

Au niveau global, les écarts en terme de production primaire entre les deux simulations sans advection varient en fonction du temps mais la PP reste d'une manière générale inférieure pour la simulation sans advection dynamique jusqu'à début mai (Fig 3.36). En terme de f-ratio, la simulation sans advection dynamique montre des valeurs plus faibles à partir de mi-mars jusqu'à fin avril, date à partir de laquelle elle présente des valeurs globalement plus fortes (l'écart pouvant atteindre 0.12 à la fin de la simulation). Cette réponse du f-ratio, en accord avec la variabilité de la disponibilité en nitrates, semble conforter l'hypothèse selon laquelle la variation horizontale de la MLD influence surtout le transport de nitrates, l'ammonium étant produit dans la couche de surface n'est pas ou peu affecté par le transport vertical.

La suppression de l'advection dynamique se traduit par une diminution du e-ratio. Cette modification indique une sédimentation moins importante en comparaison de la PP, c'est à dire une régénération plus importante. Ce résultat s'accorde avec une diminution de la production communautaire nette qui révèle une part plus importante de l'hétérotrophie.

Dans le tableau 3.2, la simulation sans advection dynamique montre un déficit de PP, de l'ordre de 30% par rapport à la simulation de référence, plus important que la simulation sans advection de traceurs. Ce déficit se retrouve à la fois dans la PN (-37.6%) et la PR (-23.8%) bien que plus faible pour ce dernier flux (comme observé précédemment pour la simulation sans advection de traceurs biogéochimiques).

La pente du phytoplancton montre des valeurs plus élevées que celles issues de la simulation de référence. Ces valeurs fortes traduisent le fait que, dans cette simulation, la variabilité à petite et moyenne échelles de la distribution du phytoplancton est réduite (Fig 3.38). Les écarts de production observés ici sont imputables à la dynamique à ces échelles.

L'évolution de la pente du phytoplancton vers des valeurs plus faibles à partir de fin mars n'est pas imputable à une modification des échelles de répartitions des éléments limitant la production primaire mais suggère l'intervention de la pression de broutage exercée par le zooplancton (Fig 3.42).

La figure 3.37b montre que les flux diffusifs moyens de nitrates dans la couche productive présentent des valeurs plus faibles dans le cas de la simulation sans advection dynamique. Le surplus de nitrates décrit par le modèle ne provient donc pas d'un apport dynamique.

Par contre, la figure 3.37a montre, pour la simulation sans advection dynamique, une profondeur de la couche productive plus faible que dans la simulation de référence et inférieure à 100m à partir de la fin du mois de mars. L'épaisseur de la couche productive représente l'épaisseur de la couche au sein de laquelle la PP peut avoir lieu. Dans le cas de la simulation sans advection dynamique, la PP est limitée à une couche d'épaisseur plus réduite que dans la simulation de référence. L'excédent de nitrates décrit sur une profondeur de 100m s'explique donc par une PP dont l'emprise est restreinte sur la verticale.

La représentation de la diffusion dans notre modèle prend en compte le gradient de concentration de nitrates sur la verticale (Pasquero *et al.*, 2005). Or ce gradient vertical est plus faible que dans la simulation de référence, suite à une consommation moins importante. Les

apports de nitrates par diffusion sont alors réduits.

La comparaison de la quantité de nitrates intégrée et de la PP montre des réponses différentes en fonction de la latitude. Pour chaque latitude, la quantité intégrée de nitrates diminue très lentement (Fig 3.40) du fait de la faible PP intégrée (Fig 3.40). Aux latitudes supérieures à 40.5°N , il en résulte une quantité de nitrates qui excède celle de la simulation de référence ; à partir d'avril pour les latitudes intermédiaires, dès le début de la simulation pour 44.5°N .

Cette disponibilité en nutriments permet le maintien d'une PP plus longtemps. Aux latitudes les plus hautes (ici à partir de 40.5°N), la PP excède celle de la simulation de référence à partir de début mai.

La stratification et l'advection de traceurs aux échelles petite et moyennes ont une influence significative sur la PP. Elles montrent un effet variable selon la latitude, en favorisant une production plus longue aux hautes latitudes alors que le bloom est écourté aux plus basses latitudes.

Cette simulation présente un contraste important avec celle présentée précédemment où seuls les traceurs étaient dispensés d'advection. Cette différence résulte principalement de la distribution de la MLD (c'est à dire de la stratification de la colonne d'eau) sur, à la fois, les apports de nitrates et de lumière.

3.2.4 Synthèse

Aux différentes échelles spatio-temporelles considérées, la production primaire est contrainte par la dynamique à travers la disponibilité en nutriments et en lumière (Lévy, soumis et références internes). Dans cette section, nous avons cherché à déterminer la part des différentes échelles spatio-temporelles dans la distribution des variables biogéochimiques et les processus dynamiques intervenant dans cette distribution.

Au vu des analyses effectuées, il apparaît que la distribution du phytoplancton répond à plusieurs facteurs de contrôle successifs au cours des trois mois de la simulation. La production primaire montre une dépendance à la lumière au début de la simulation et bascule

ensuite vers une dépendance aux nutriments à mesure que la stratification avance (Lévy *et al.*, 2005b).

Il a été mis en évidence que la disponibilité en nutriments était conditionnée par la distribution de la MLD hivernale puis par l'advection. La disponibilité en lumière est, elle, conditionnée par la distribution instantanée de la MLD (donc par la stratification de la colonne d'eau).

La part de ces différents processus et leur succession temporelle varie en fonction de la latitude considérée.

La réalisation de deux simulations, respectivement sans advection des traceurs biogéochimiques et sans advection des traceurs dynamiques avait pour but de quantifier l'importance de l'advection des nutriments et de la stratification de la colonne d'eau en réponse aux petite et moyenne échelles sur la PP au cours de notre période d'étude. Leurs résultats montrent que l'influence de la dynamique sur l'évolution moyenne de la PP et la durée moyenne du bloom se fait principalement à travers la variabilité de la MLD (c'est à dire la stratification), l'advection des traceurs ayant une incidence plus réduite.

L'influence du transport et de la stratification joue un rôle important sur le fonctionnement de l'écosystème à petite et moyenne échelles où les tourbillons et les fronts associés induisent des gradients importants de MLD avec des gradients de NO_3 associés. Ces processus participent donc de manière importante (de l'ordre de 30%) localement au maintien de la PP.

Par ailleurs, l'influence de chaque processus varie selon la latitude considérée. La simulation sans aucune advection montre une faible amplitude du bloom quelle que soit la latitude considérée mais un bloom plus long pour les latitudes hautes. La simulation sans advection de traceurs montre, outre un décalage temporel du début du bloom, des amplitudes plus fortes au moment des pics de développement phytoplanctonique. Ces résultats mettent donc en évidence l'existence de limitations de production variables entre le nord et le sud du domaine. Le contraste entre ces deux runs montre la part de ces limitations sur la latitude. Au sud du domaine, la PP est surtout limitée par la concentration en nutriments dont l'advec-

tion et la diffusion verticales participent au maintien. Au nord du domaine, les nutriments ne sont pas vraiment limitants au début de la simulation (il s'agit du régime sub-polaire selon Lévy *et al.*, 2005a) ainsi l'évolution de la MLD contraint la PP à travers la quantité de lumière reçue par les cellules phytoplanctoniques.

Le devenir de la matière organique dans la couche de surface est affecté. La sédimentation est diminuée par la modification de la stratification de la colonne d'eau. Cette augmentation de la régénération locale semble s'accorder avec la prévision de Cullen *et al.* (2002) concernant le fonctionnement du réseau trophique dans des conditions de faible turbulence et de forte teneur en nutriments (Fig 1.1). Cependant, la structuration phytoplanctonique, telle que définie dans notre modèle, n'est que très peu affectée, en moyenne, par les modifications de nutriments, de lumière et de turbulence induites.

3.3 Conclusions

L'activité biologique de notre zone d'étude décrit, en moyenne, un signal saisonnier marqué. Ce signal moyen est assorti d'une variance importante qui révèle que notre zone d'étude présente une forte variabilité spatiale de l'activité biologique. Cette variabilité s'explique en partie par la répartition des organismes du fait de la dynamique mais plus encore par l'action de la dynamique sur les conditions environnementales auxquelles les organismes sont soumis. Cette variabilité s'organise à plusieurs échelles spatiales conditionnées par différents processus dynamiques.

Elle aboutit, à grande échelle à l'existence de plusieurs régimes de production séparés sur la latitude. Cette échelle de variabilité est contrainte par la MLD hivernale dont la profondeur conditionne la disponibilité en nutriments et en lumière avant la stratification. C'est l'équilibre entre ces limitations de production qui détermine la succession des régimes de production. Or, la MLD présente un fort gradient S-N et les échanges de chaleur conditionnent un décalage temporel de la stratification du Sud vers le Nord. Cela entraîne un décalage dans le déclenchement du bloom ainsi qu'une augmentation progressive de l'intensité du bloom à mesure que l'on va vers le Nord.

A moyenne échelle, la variabilité que nous avons mise en évidence dépend fortement des

conditions initiales de MLD et du relatif isolement horizontal des structures. Ainsi, certaines structures présentent un cycle saisonnier décalé de celui des eaux environnantes du fait d'un déclenchement précoce du bloom (c'est le cas pour C4 et C7 notamment). D'autres, au contraire, présentent une MLD importante qui recule le début du bloom (A7). Cette conservation, dans le temps, du décalage par rapport aux eaux environnantes peut être vue comme un effet de "mémorisation" au sein des tourbillons.

Par ailleurs, la formation des tourbillons entraîne une déformation des isolignes des champs de sels nutritifs. Néanmoins, la relative immobilité des tourbillons ne permet pas un renouvellement conséquent des nutriments, par transfert isopycnal, ils sont donc peu à peu consommés.

Le tourbillon A1 qui, d'après les observations *in situ*, présentait un signal très particulier n'est pas spécifiquement mis en évidence par le modèle. On peut y voir ici un échec du modèle à reproduire la structure très particulière de ce tourbillon.

A petite échelle, les fronts sont des zones où le gradient de MLD et les vitesses verticales entraînent une activité spécifique. Le gradient de MLD, à travers le brassage des traceurs, a deux conséquences distinctes : l'augmentation de la disponibilité en nutriments et la diminution de la disponibilité en lumière. Donc, en fonction de la période du cycle saisonnier, les effets des gradients de MLD au niveau des fronts varient. Certains filaments montrent des vitesses ascendantes, les apports de nutriments y sont plus importants que dans les eaux environnantes et entretiennent un développement phytoplanctonique. Cette variabilité des apports verticaux de nutriments participent à maintenir une PP non négligeable pendant une longue période (Martin *et al.*, 2002). Cet effet est cependant limité sur notre domaine d'étude compte tenu de la faible intensité des vitesses verticales.

Ces variations, à différentes échelles, de la distribution des nutriments et de la lumière conditionnent l'intensité de la PP mais également la structuration des populations phytoplanctoniques.

Les diatomées sont d'une manière générale mieux représentées quand les nutriments sont

en quantité peu ou pas limitante. On les trouvent alors préférentiellement au nord du domaine et dans les tourbillons présentant une forte disponibilité en nitrates. Les modifications de structuration phytoplanctonique s'observent également au niveau des fronts en réponse aux variations de l'apport de nutriments.

Cette prédominance du phytoplancton de grande taille s'accompagne d'un export de matière organique plus important.

Ces modifications de structuration phytoplanctonique à méso et sub-mésoéchelle, en réponse aux variations de disponibilité des éléments limitant la production primaire ont également été montré dans de précédentes études (Martin *et al.*, 2001 ; Lima *et al.*, 2002, Rivière et Pondaven, 2006). Cependant, Popova *et al.* (2002) et Rivière et Pondaven (2006) ont aussi souligné le rôle important joué par la pression de broutage dans la réponse de l'écosystème, en terme d'export, à ces échelles spatiales de variabilité.

La suppression des processus physiques agissant aux échelles petite et moyenne entraîne une diminution du e-ratio, c'est à dire de la part de la matière organique exportée. La dynamique à ces échelles, à travers la disponibilité en nutriments et lumière, intervient donc dans le fonctionnement de l'écosystème planctonique et donc dans le devenir de la matière organique.

Par ailleurs, notre étude a porté sur une période transitoire du cycle saisonnier et non pas sur un état stable oligotrophe comme de nombreuses études précédentes. Cette particularité nous permet de distinguer le rôle joué par la dynamique aux différentes étapes du cycle saisonnier. Le mélange vertical hivernal joue un rôle prépondérant, à grande échelle, sur le déclenchement et l'intensité du bloom. Localement, le mélange et l'advection verticale ont des conséquences plus nettes à mesure que les nutriments de surface s'épuisent et que l'on tend vers un régime oligotrophe. Le rôle de la dynamique est donc fonction de la période ou plus précisément, étant donné qu'elles varient à travers la zone, des conditions environnementales et de la concentration des organismes (qui est également liée aux conditions environnementales précédemment rencontrées).

Conclusions et perspectives

Conclusion générale, Perspectives

Cette thèse visait à améliorer les connaissances sur cycle océanique du carbone dans le cadre du programme de recherche POMME. La démarche adoptée a été celle de la modélisation des processus biogéochimiques dans les couches de surface de l'océan. Ces processus interviennent dans la pompe biologique du carbone et sont fortement contrôlés par la dynamique.

Ce travail s'est divisé en deux étapes distinctes. La première visait à étudier le cycle saisonnier de l'écosystème pélagique, et la seconde à décrire la variabilité spatiale qu'il présente au sein du domaine POMME (zone située entre 15-21°W et 38-45°N), au cours du développement printanier.

Bilan

Pour représenter le plus rigoureusement possible le fonctionnement de l'écosystème observé dans la zone d'étude, un nouveau modèle biogéochimique complexe a été développé.

Le couplage avec un modèle dynamique 1D avait pour but de décrire la variabilité saisonnière des processus biogéochimiques, soumis au seul forçage dynamique de l'évolution de la profondeur de couche de mélange. Le système n'a pu être correctement représenté avec une dynamique moyenne, compte tenu de sa grande variabilité. L'étude de plusieurs sites montre que le système présente un signal biologique saisonnier fort. Il se singularise par une forte régénération tout au long de l'année. La comparaison méridienne des sites montre un décalage temporel du cycle saisonnier avec un gradient d'intensité de la PP en réponse à la disponibilité des nutriments et de la lumière (Lévy et al., 2005b). Au sud du domaine, le développement phytoplanctonique débute pendant la phase d'approfondissement de la

couche de mélange, en automne. Au Nord, le bloom débute après la stratification, au printemps, de la colonne d'eau. Le modèle a permis de représenter la variabilité de ces cycles.

Ce modèle biogéochimique a ensuite été couplé avec une configuration tridimensionnelle décrivant trois mois d'évolution de la zone d'étude. Cette approche a permis d'étudier les échelles de variabilité spatiale de l'activité biologique et leur impact sur le fonctionnement du système. Les résultats majeurs montrent que la variabilité du système se fait en réponse à trois échelles dynamique : grande, méso et sub-méso échelles. Ces échelles dynamiques ont un impact sur l'intensité et la distribution de la PP à travers leur contrôle sur la disponibilité en nutriments et en lumière. Les processus mis en jeu varient avec les échelles considérées.

A grande et à moyenne échelle, c'est la variabilité de la MLD hivernale qui conditionne fortement la PP. A méso échelle, il faut également prendre en compte la déformation des isopycnes et le transport de nutriments associé. A petite échelle, le gradient de MLD et l'advection transportent à la fois les nutriments et les organismes.

Une différence importante qui émerge de la comparaison de la dynamique à petite et moyenne échelles est la notion de "mémoire des masses d'eau" : les tourbillons à mésoéchelles se révèlent relativement isolés des eaux environnantes. Cet isolement leur permet de conserver des caractéristiques biogéochimiques particulières pendant une longue période. Les "écosystèmes" évoluent de manière déphasée d'une structure à une autre. En revanche, à sub-mésoéchelle, la dynamique entraîne une réponse quasi-instantanée en terme de PP. Cette réponse ne se prolonge pas dans le temps car les eaux concernées ne sont pas isolées des eaux environnantes.

Sur une période de trois mois, au printemps, les petites et moyennes échelles ont une influence significative sur les bilans de production primaire dans la zone d'étude (de l'ordre de 30%).

En terme de structuration des populations, les modèles 1D et 3D indiquent que la variabilité spatiale des diatomées est corrélée à celle des nitrates.

Perspectives

Cette étude présente deux sortes de possibilités d'évolution : sur le modèle biogéochimique ou sur la configuration physique.

En ce qui concerne le modèle biogéochimique, la prise en compte explicite des flux de carbone serait une étape supplémentaire vers l'estimation des échanges de carbone avec l'atmosphère. La prise en compte de l'oxygène permettrait, quant à elle, un suivi de l'histoire des masses d'eau subductées.

En terme de configuration physique, cette étude présente des limites à la fois en terme d'étendue spatiale et temporelle du domaine décrit. Tout d'abord en ce qui concerne la durée, la simulation n'intègre qu'une période de trois mois qui débute avec la stratification de la colonne d'eau. Cette durée n'est pas suffisante pour étudier la période oligotrophe "installée" et par la même pour déterminer l'influence que peuvent avoir les méso et sub-méso échelles à cette période. C'est pourtant dans ces conditions de forte limitation par les nutriments que la plupart des études de processus sur le rôle des petites et moyennes échelles ont été conduites. Cette période d'étude de trois mois ne permet pas non plus de faire un bilan annuel de PP et d'export.

Par ailleurs, un des objectifs du programme POMME était de quantifier la matière subductée avec les eaux modales. L'étendue et la durée restreintes de notre configuration n'ont pas permis de progresser dans ce sens. En revanche, l'étude qui est actuellement en cours dans le cadre de la valorisation des données du programme POMME utilise un domaine plus étendu et représente une période d'un an, de l'automne 2000 à l'automne 2001. Elle devrait permettre de progresser sur ce sujet.

En conclusion, ce travail s'inscrit dans la problématique d'étude des variations climatiques passées et futures. Dans ce cadre, la compréhension du fonctionnement de l'écosystème pélagique est une étape indispensable. Au niveau de l'océan global, tous les processus ne peuvent bien entendu pas être représentés. Leur compréhension s'avère néanmoins nécessaire pour élaborer des paramétrisations pertinentes. Ce travail a contribué au développement d'un modèle biogéochimique permettant une représentation relativement fine des cycles

biogéochimiques. Les résultats majeurs que nous avons obtenus concernent la sensibilité du cycle saisonnier à la fois à la disponibilité en nutriments et en lumière ainsi que l'influence des différentes échelles spatio-temporelles, en particulier la méso et sub-méso échelle, sur ces disponibilités. Ils peuvent servir de référence pour l'étude d'autres écosystèmes et de base à l'étude ainsi qu'au développement de paramétrisations dans le cadre d'un système plus global.

Références bibliographiques

Bibliographie

ABRAHAM E.R. , The generation of plankton patchiness by turbulent stirring. *Nature*, 391 (6667):577–580, 1998.

ABRAHAM E.R. et BOWEN M. M. , Chaotic stirring by mesoscale ocean flow. *Chaos*, 12:373–381, 2002.

ABRAHAM E.R., LAW C. S., BOYD P., LAVANDER S. J., MALDONADO M. et BOWIE A.R. , Importance of stirring in the development of an iron-fertilized phytoplankton bloom. *Nature*, 407(6805):727–730, 2000.

ALLDREDGE A.L. et G.A. Jackson , Aggregation in marine systems. *Deep Sea Research II*, 42(1):1–7, 1995.

ANDERSEN V., GUBANOVA A., ALTUKHOV D., DEVEY C., SKRYABIN V., TSARIN S. et PICHERAL M. , Seasonal variations of zooplankton in the north-east atlantic. 1. abundance, species composition and diversity. *Journal of plankton research*, soumise.

ANDERSEN V., TSARIN S., SKRYABIN V., LOMBARD F., ALTUKHOV D., GUBANOVA A. et PICHERAL M. , Seasonal variations of zooplankton in the north-east atlantic. 2 vertical distributions and migrations. *Journal of plankton research*, soumis.

ANDRÉ J-M , *Télédétection spatiale de la couleur de la mer : algorithme d'inversion des mesures du Coastal Zone Color Scanner, Application à l'étude de la Méditerranée occidentale*. Thèse de doctorat, Université Paris 6, 1990.

ASSENBAUM M. et REVERDIN G. , Near real-time analyses of the mesoscale circulation during the POMME experiment. *Deep Sea Research I*, 52:1345–1373, 2005.

- AUMONT O., MAIER-REIMER E., BLAIN S. et MONFRAY P. , An ecosystem model of the global ocean including Fe, Si, P colimitations. *Global Biogeochemical Cycles*, 17:1060, 2003.
- BENDER M, DUCKLOW H, KIDDON J, MARRA J et MARTIN J , The carbon balance during the 1989 spring bloom in the north atlantic ocean, 47 degree N, 20 degree W. *Deep Sea Research*, 39(10):1707–1725, 1992.
- BLANKE B. et DELECLUSE P. , Variability of the tropical atlantic ocean simulated by a general circulation model with two different mixed-layer physics. *J. phys. oceanogr.*, 23(7):1363–1388, 1993.
- BOYD P. et NEWTON P. , Evidence of the potential influence of planktonic community structure on the interannual variability of particulate organic carbon flux. *Deep Sea Research I*, 42(5):619–639, 1995.
- BRACCO A., PROVENZALE A. et SCHEURING I. , Mesoscale vortices and the paradox of the plankton. *Proc Biol Sci*, 267(1454):1795–800, 2000.
- BROECKER W.S. , The great conveyor belt. *Oceanography*, 4:79–89, 1991.
- BURY S.J., BOYD P.W., PRESTON T., SAVIDGE G. et N.J.P Owens , Size-fractionated primary production and nitrogen uptake during a north atlantic phytoplankton bloom : implications for carbon export estimates. *Deep Sea Research I*, 48(3):689–720, 2001.
- CANIAUX G., BELAMARI S., GIORDANI H., PACI A., PRIEUR L. et REVERDIN G. , A one year sea surface heat budget in the north eastern atlantic basin during the POMME experiment : Part II : Flux correction. *Journal of Geophysical Research*, 110:doi :10.1029/2004JC002595, 2005a.
- CANIAUX G., BRUT A., BOURRAS D., GIORDANI H., PACI A., PRIEUR L. et REVERDIN G. , A one year sea surface heat budget in the north eastern atlantic basin during the POMME experiment :part I : Flux estimates. *Journal of Geophysical Research*, 110:doi :10.1029/2004JC002596, 2005b.

- CHIPMAN D.W. et MARRA, J. and Takahashi T. , Primary production at 47 °N and 20°W in the north atlantic ocean : A comparison between the ^{14}C method and the mixed layer carbon budget. *Deep Sea Research*, 40:151–169, 1993.
- CHISHOLM S. W. , Stirring times in the southern ocean. *Nature*, 407:695, 2000.
- CLAUSTRE H., BABIN M., MERIEN D., RAS J., PRIEUR L., DALLOT S., PRASIL O., DOUSOVA H. et MOUTIN T. , Towards a taxon specific parameterization of bio-optical models of primary production : a case study in the north atlantic. *Journal of Geophysical Research*, C110(C07):10.1029/2004JC002634, 2005.
- CLOERN J.E., GRENZ C. et VIDERGAS-LUCAS L. , An empirical model of the phytoplankton chlorophyll :carbon ratio, the conversion factor between productivity and growth rate. *Limnology and Oceanography*, 40(7):1313–1321, 1995.
- CULLEN J. J., FRANKS P. J. S., KARL D.M. et LONGHURST A. , Physical influences on marine ecosystem dynamics. In A. R. ROBINSON J. J. McCarthy et ROTHSCCHILD B. J., éditeurs , *The sea*, volume 12, pages pp. 297–336. John Wiley and Sons, New York, 2002.
- DAM H.G., MILLER C.A. et JONASDOTTIR S.H. , The trophic role of mesozooplankton at 47N,20W during the north atlantic bloom experiment. *Deep Sea Research II*, 40(1/2):197–212, 1993.
- DE BOYER MONTEGUT C., MADEC G., FISCHER A.S., LAZAR A. et LUDICONE D. , Mixed layer depth over the global ocean : An examination of profile data and a profile-based climatology. *Journal of Geophysical Research*, 109(C12):doi :10.1029/2004JC002378, 2004.
- DENMAN K.L. , Modelling planktonic ecosystems : parameterizing complexity. *Progress in Oceanography*, 57:429–452, 2003.
- DONEY S. C., GLOVER D.M. et NAJJAR R.G. , A new coupled, one dimensional biological-physical model for the upper ocean : Applications to the JGOFS bermuda atlantic time series study (BATS) site. *Deep Sea Research II*, 43(2-3):591–624, 1996.

- DONEY S.C. , The ocean's productive deserts. *Nature*, 389(6654):905–907, 1997.
- DRANGE H. , *An isopycnic coordinate carbon cycle model for the North Atlantic and the possibility of disposing of fossil fuel CO₂ in the ocean*. Thèse de doctorat, University of Bergen, 1994.
- DUARTE C.M., AGUSTI S., GASOL J.M., VAQUE D. et VAZQUEZ-DOMINGUEZ E. , Effect of nutrient supply on the biomass structure of planktonic communities : an experimental test on a mediterranean coastal community. *Marine Ecology Progress Series*, 206:87–95, 2000.
- DUCKLOW H.W. , The bacterial component of the oceanic euphotic zone. *Microbial Ecology*, 30:1–10, 1999.
- DUGDALE R.C. et GOERING J.J. , Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnology and Oceanography*, 12:196–206, 1967.
- DUTKIEWICZ S., FOLLOWS M.J., MARSHALL J. et GREGG W.W. , Interannual variability of phytoplankton abundances in the north atlantic. *Deep Sea Research II*, 48:2323–2344, 2001.
- EDWARDS A.M. et YOOL A. , The role of higher predation in plankton population models. *Journal of Plankton Research*, 22:1085–1112, 2000.
- EPPLEY R. W. , Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fishery bulletin*, 70:1063–1085, 1972.
- ESAIAS W.E., FELDMAN G. C., MCCLAIN C.R. et ELROD J.A. , Monthly satellite-derived phytoplankton pigment distribution for the north atlantic ocean basin. *EOS*, 67:835, 1986.
- FALKOWSKI P.G., ZIEMANN D., KOLBER Z. et BIENFANG P.K. , Role of eddy pumping in enhancing primary production in the ocean. *Nature*, 352:55–58, 1991.
- FASHAM M.J.R., DUCKLOW H.W. et MACKELVIE S.M. , A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer. *Journal of Marine Research*, 48:591–639, 1990.

- FAUGERAS B., LÉVY M., MÉMERY L., VERRON, J. and Blum J. et CHARPENTIER I. , Can biogeochemical fluxes be recovered from nitrate and chlorophyll data ? a case study assimilating data in the northwestern mediterranean sea at the JGOFS-DYFAMED station. *Journal of Marine System*, 40-41:99–125, 2003.
- FERNANDEZ C., RAIMBAULT P., CANIAUX G., GARCIA N. et RIMMELIN P. , Influence of mesoscale eddies on nitrate distribution during the POMME program in the northeast atlantic ocean. *Journal of Marine Systems*, 55:155–175, 2005a.
- FERNANDEZ C., RAIMBAULT P., GARCIA N., RIMMELIN P. et CANIAUX G. , An estimation of annual new production and carbon budgets in the northeast atlantic ocean during 2001. *Journal of Geophysical Research*, 110(C07):doi :10.1029/2004JC002616, 2005b.
- FLYNN K.J. et MARTIN-JEZEQUEL V. , Modelling Si-N limited growth of diatoms. *Journal of Plankton Research*, 22:447–472, 2000.
- FOLLOWS M.J. et DUTKIEWICZ S. , Meteorological modulation of the north atlantic spring bloom. *Deep Sea Research II*, 49:321–344, 2002.
- FOUJOLS M-A., LÉVY M., AUMONT O. et MADEC G. , *OPA 8.1 Tracer Model Reference Manual*. Institut Pierre Simon Laplace, July 2000.
- FRANKS P.J. , Plankton patchiness, turbulent transport and spatial spectra. *Marine Ecology Progress Series*, 294:295–309, 2005.
- FUKUDA-SOHRIN R. et SEMPÉRÉ R. , Seasonal distribution of DOC in the NE Atlantic. *Journal of Geophysical Research*, submitted.
- GARCON V.C., OSCHLIES A., DONEY S.C., MCGILLICUDY D.J. et WANIEK J.J. , The role of mesoscale variability on plankton dynamics in the north atlantic. *Deep Sea Research Part II*, 48:2199–2226, 2001.
- GASPAR P., GREGORIS Y. et LEFEVRE J-M. , A simple eddy kinetic energy model for simulations of the oceanic vertical mixing : Tests at the station Papa and long-term upper ocean study site. *Journal of Geophysical Research*, 95(C9):16.179–16.193, 1990.

- GAVART M., DE MEY P. et CANIAUX G. , Assimilation of satellite altimeter data in a primitive-equation model of the Azores-Madeira region. *Dynamics of Atmospheres and Oceans*, 29(2):pp. 217–254(38), 1999.
- GEIDER R.J., MACINTYRE H.L. et KANA T.M. , Dynamic model of phytoplankton growth and acclimation : responses of the balanced growth rate and the chlorophyll a : carbon ratio to light, nutrient-limitation and temperature. *Marine Ecology Progress Series*, 148: 187–200, 1997.
- GEIDER R.J., MACINTYRE H.L. et KANA T.M. , A dynamic regulatory model of phytoplanktonic acclimation to light, nutrients and temperature. *Limnology and Oceanography*, 43 (4):679–694, 1998.
- GIORDANI H., CANIAUX G., PRIEUR L., PACI A. et GIRAUD S. , A 1 year mesoscale simulation of the northeast atlantic : Mixed layer heat and mass budgets during the POMME experiment. *Journal of Geophysical Research*, 110(C07S08):doi :10.1029/2004JC002765, 2005.
- GONZÁLEZ N., ANADÓN R., MOURIÑO B., FERNÁNDEZ E., SINHA B., ESCÁNEZ J. et de ARMAS D. , The metabolic balance of the planktonic community in the north atlantic subtropical gyre : the role of mesoscale instabilities. *Limnology and Oceanography*, 46(4):946–952, 2001.
- GOUTX M., GUIGUE C., LEBLOND N., DESNUES A., DUFOUR A., ARITIO D. et C. Guieu , Particle flux in the north-east atlantic ocean during the POMME experiment (2001) : results from mass, carbon, nitrogen and lipid biomarkers from the drifting sediment traps. *Journal of Geophysical Research*, 110(C07S20):doi : 10.1029/2004JC002749, 2005.
- GOWER J.F.R., DENMAN K.L. et HOLYER R.J. , Phytoplankton patchiness indicates the fluctuation spectrum of mesoscale oceanic structure. *Nature*, 288:157–159, 1980.
- GUIEU C., ROY-BARMAN M., LEBLOND N., JEANDEL C., SOUHAUT M., LECANN B., DUFOUR A. et BOURNOT C. , Vertical particle flux in the north-east atlantic ocean (POMME

- experiment). *Journal of Geophysical Research*, 110(C07S18):doi : 10.1029/2004JC002672, 2005.
- HARRISON W.G., HARRISON L.R. et IRWIN B.D. , The kinetics of nitrogen utilization in the oceanic mixed layer. nitrates and ammonium interactions at nanomolar concentrations. *Limnology and Oceanography*, 41:16,32, 1996.
- HARRISON W.G., HEAD E.J.H., HORNE E.P.W., IRWIN, B.and Li W.K.W., LONGHURST A.R., PARANJAPPE M.A. et PLATT T , The western north atlantic bloom experiment. *Deep Sea Research Part II*, 40(1-2):279–305, 1993.
- HOUGHTON J.T., JENKINS G.J. et EPHRAUMS J.J. , Climate change : the IPCC scientific assessment. Rapport technique, UNEP, 1990.
- JENKINS W.J. , Nitrate flux into the euphotic zone near Bermuda. *Nature*, 331:521–523, 1988.
- JENKINS W.J. , Studying subtropical thermocline ventilation and circulation using tritium and he-3. *Journal of Geophysical Research*, 103(C8):doi :10.1029/98JC00141, 1998.
- JOINT I., POMROY A., SAVIDGE G. et BOYD P. , Size-fractionated primary productivity in the northeast atlantic in may-july 1989. *Deep Sea Research Part II*, 40(1-2):423–440, 1993.
- KARAYANNI H. , *Role des nanoflagellés hétérotrophes et des ciliés dans la régulation du pico et nanoplancton photosynthétique et des bactéries en Atlantique NE et le recyclage de la matière organique*. Thèse de doctorat, Université de la Méditerranée, 2004.
- KARAYANNI H., CHRISTKI U., VAN WAMBEKE F., DENIS M. et MOUTIN T. , Influence of ciliated protozoa and heterotrophic nanoflagellates on the fate of the primary production in the NE Atlantic ocean. *Journal of Geophysical Research*, 110(C07S15):doi : 10.1029/2004JC002602, 2005.

- KARRASCH B., HOPPE H.G., ULLRICH S. et PODEWSKI S. , The role of mesoscale hydrography on microbial dynamics in the northeast atlantic : Results of a spring bloom experiment. *Journal of Marine Research*, 54(1):pp. 99–122, 1996.
- KLEIN P. et HUA B.L. , Mesoscale heterogeneity of the wind-driven mixed layer : Influence of a quasigeostrophic flow. *Journal of Marine Research*, 48:729–763, 1988.
- KOEVE W., POLLEHNE F., OSCHLIES A. et ZEITZSCHEL B. , Storm-induced convective export of organic matter during spring in the northeast atlantic ocean. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers*, 49(8):1431–1444, 2002.
- LE CANN B., ASSENBAUM M., GASCARD J-C. et REVERDIN G. , Observed mean and mesoscale upper ocean circulation in the midlatitude northeast atlantic. *Journal of Geophysical Research*, 110(C07S05):doi :10.1029/2004JC002768, 2005.
- LEBLANC K., LEYNAERT A., FERNANDEZ C., RIMMELIN P., MOUTIN T., RAIMBAULT P., RAS J. et B. Queguiner , A seasonal study of diatoms dynamics in the north atlantic during the POMME experiment (2001) : evidence of Si limitation of the spring bloom. *Journal of Geophysical Research*, 110(C07S14):doi : 10.1029/2004JC002621, 2005.
- LEGENDRE L. et LE FEVRE J. , Microbial food webs and the export of biogenic carbon in oceans. *Aquatic microbial ecology*, 9(1):69–77, 1995.
- LÉVY M. , The modulation of biological production by oceanic mesoscale turbulence. *Lecture notes in Physics, Transport in Geophysical flow : Ten years after*, submitted.
- LÉVY M., GAVART M., MEMERY L., CANIAUX G. et A. Paci. , A 4D-mesoscale map of the spring bloom in the northeast atlantic (POMME experiment) : results of a prognostic model. *Journal of Geophysical Research*, 110(C07S21), 2005a.
- LÉVY M. et KLEIN P. , Does the low frequency variability of mesoscale dynamics explain a part of the phytoplankton and zooplankton spatial variability ? *Proc. R. Soc. Lond. A*, 460:1673–1687, 2004.

- LÉVY M., KLEIN P. et TREGUIER A-M. , Impact of sub-mesoscale physics on production and subduction of phytoplankton in an oligotrophic regime. *Journal of Marine Research*, 59:535–565, 2001.
- LÉVY M., LEHAHN Y., ANDRÉ J. M., MÉMERY L., LOISEL H. et HEIFETZ E. , Production regimes in the northeast atlantic : a study based on Seawifs chlorophyll and OGCM mixed-layer depth. *Journal of Geophysical Research*, 110:doi :10.1029/2004JC002771, 2005b.
- LÉVY M., MÉMERY L. et MADEC G. , The onset of bloom after deep winter convection in the northwestern mediterranean sea : mesoscale process study with a primitive equation model. *Journal of Marine Systems*, 16:7–21, 1998.
- LEWIS M.R., HARRISON W.G., OAKEY N.S., HEBERT D. et PLATT T. , Vertical nitrate fluxes in the oligotrophic ocean. *Science*, 234:870–873, 1986.
- LIMA I.D., OLSON D.B. et DONEY S.C. , Intrinsic dynamics and stability properties of size-structured pelagic ecosystem models. *Journal of plankton research*, 24(6):533–556, 2002.
- LOCHTE K., DUCLOW H.W., FASHAM M.J.R. et STIENEN C. , Plankton succession and carbon cycling at 47N, 20W during the JGOFS north atlantic bloom experiment. *Deep Sea Research II*, 40(1/2):91–114, 1993.
- LONGHURST A.R et HARRISON W.G. , The biological pump : profiles of plankton production and consumption in the upper ocean. *Progress in Oceanography*, 22:47–123, 1989.
- MADEC G., DELECLUSE P., IMBARD M. et LÉVY C. , Opa 8.1 ocean general circulation model reference manual. Rapport technique, IPSL, 1999.
- MAHADEVAN A. et ARCHER D. , Modeling the impact of fronts and mesoscale circulation on the nutrient supply and biogeochemistry of the upper ocean. *Journal of Geophysical Research*, 105:1209–1226, 2000.
- MAHADEVAN A. et CAMPBELL J.W. , Biogeochemical patchiness at the sea surface. *Geophysical Research Letters*, 29(19):pp. 32–1 to 32–4, 2002.

BIBLIOGRAPHIE

- MAIXANDEAU A. , *La pompe biologique : fonctionnement de la communauté microbienne et relation avec le contexte hydrodynamique*. Thèse de doctorat, Université de la Méditerranée, 2004.
- MAIXANDEAU A., LEFEVRE D., FERNANDEZ C., SEMPERE R., FUKUDA-SOHRIN R., RAS J., VAN WAMBEKE F., CANIAUX G. et QUEGUINER B. , Mesoscale and seasonal variability of community production and respiration in the NE Atlantic ocean. *Deep Sea Research I*, 52:1663–1676, 2005a.
- MAIXANDEAU A., LEFEVRE D., KARAYANNI H., CHRISTAKI U., VAN WAMBEKE F., THYSSEN M., DENIS M., FERNANDEZ C., UITZ J., LEBLANC K. et QUEGUINER B. , Microbial community production, respiration, and structure of the microbial food web of an ecosystem in the northeastern atlantic ocean. *Journal of Geophysical Research*, 110 (C07S17):doi :10.1029/2004JC002694, 2005b.
- MARANON E., HOLLIGAN P.M., BARCIELA R., GONZALEZ N., MOURINO B., PAZO M.J. et VARELA M. , Patterns of phytoplankton size structure and productivity in contrasting open ocean environments. *Marine Ecology Progress Series*, 216:43–56, 2001.
- MARGALEF R. , Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanol. Acta*, 1:493–509, 1978.
- MARTIN A. P. et PONDAVEN P. , On estimates for the vertical nitrate flux due to eddy pumping. *Journal of Geophysical Research Oceans*, 108(C11), 2003.
- MARTIN A. P. et RICHARDS K. J. , Mechanisms for vertical nutrient transport within a north atlantic mesoscale eddy. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 48 (4-5):757–773, 2001.
- MARTIN A. P., RICHARDS K. J., BRACCO A. et PROVENZALE A. , Patchy productivity in the open ocean. *Global Biogeochemical Cycles*, 16(2), 2002.

- MARTIN A. P. et SROKOSZ M.A. , Plankton distribution spectra : inter-size class variability and the relative slopes for phytoplankton and zooplankton. *Geophysical Research Letters*, 29(24), 2002.
- MARTIN, J.H.and Knauer G.A., KARL D.M. et BROENKOW W. W. , Vertex : carbon cycling in the northeast pacific. *Deep Sea Research Part A*, 34(2a):267–285, 1987.
- MARTIN J.H., FITZWATER S.E., GORDON R.M., HUNTER C.N. et TANNER S.J. , Iron, primary production and carbon-nitrogen flux studies during the jgofs north atlantic bloom experiment. *Deep Sea Research Part II*, 40(1-2):115–134, 1993.
- MCCARTNEY M. S. et TALLEY L. D. , The subpolar mode water of the north atlantic ocean. *Journal of Physical Oceanography*, 12(11):1169–1188, 1982.
- MCDONALD A. M., BARINGER M. O., WANNINKHOF R., LEE K. et WALLACE D. W. R. , A 1998-1992 comparison of inorganic carbon and its transport across 24.5°N in the atlantic. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 50(22):3041–3064, 2003.
- MCGILLICUDDY D. J., KOSNYREV V. K., RYAN J. P. et YODER J. A. , Covariation of mesoscale ocean color and sea-surface temperature patterns in the sargasso sea. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 48(8-9):1823–1836, 2001.
- MCGILLICUDDY D. J. et ROBINSON A. R. , Eddy-induced nutrient supply and new production in the Sargasso Sea. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers*, 44(8):1427–1450, 1997.
- MCGILLICUDDY D.J., ANDERSON L.A., DONEY S.C. et MALTRUD M.E. , Eddy driven sources and sinks of nutrients in the upper ocean : results from a 0.1 resolution model of the north atlantic. *Global Biogeochemical Cycles*, 17(2):1035, 2003.
- MCGILLICUDDY D.J., ROBINSON A.R. et MCCARTHY J.J. , Coupled physical and biological modelling on the spring bloom in the north atlantic (II) : three dimensional bloom and post bloom processes. *Deep Sea Research I*, 42(8):1359–1398, 1995.

- MCGILLICUDDY D.J., ROBINSON A.R., SIEGEL D.A., JANNASCH H.W., JOHNSON R., DICKEY T.D., MCNEIL J., MICHAELS A.F. et KNAP A.H. , Influence of mesoscale eddies on new production in the sargasso sea. *Nature*, 394:263–266, 1998.
- MELLOR G. et BLUMBERG A. , Wave breaking and ocean surface layer thermal response. *Journal of Physical Oceanography*, 34:693–698, 2004.
- MÉMERY L., REVERDIN G., PAILLET J. et OSCHLIES A. , Introduction to the POMME special section : thermocline ventilation and biogeochemical tracer distribution in the north-east atlantic ocean and impact of mesoscale dynamics. *Journal of Geophysical Research*, 110(C07S01):doi :10.1029/2005JC002976, 2005.
- MERIEN D. , *Variabilité biooptique à différentes échelles spatiales et temporelles dans l’Atlantique nord-est : interprétations biogéochimiques*. Thèse de doctorat, Université Paris 6, 2003.
- MOREL A. , Light and marine photosynthesis : a spectral model with geometical and climatological implications. *Progress in Oceanography*, 26:263–306, 1991.
- NELSON D. M., TRÉGUER P., BRZEZINSKI M.A., LEYNAERT A. et QUEGUINER B. , Production and dissolution of biogenic silica in the ocean : revised global estimates, comparison with regional data and relationship to biogenic sedimentation. *Global Biogeochemical Cycles*, 9(3):359–372, 1995.
- OLIVIER F. , *Etude de l’activité biologique et de la circulation océanique dans un jet géostrophique du front d’Almeria Oran*. Thèse de doctorat, Université Paris 6, 2001.
- OSCHLIES A. , Nutrient supply to the surface waters of the north atlantic : a model study. *Journal of Geophysical Research*, 107:doi : 10.1029/2000JC000275, 2002.
- OSCHLIES A. et GARCON V.C. , Eddy-induced enhancement of primary production in a model of the north-atlantic ocean. *Nature*, 394:266–269, 1998.
- PACI A., CANIAUX G., GAVART M., GIORDANI H., LÉVY M., PRIEUR L. et REVERDIN G. , A high-resolution simulation of the ocean during the POMME experiment : Simulation

- results and comparison with observations. *Journal of Geophysical Research*, 110(C07S09): doi :10.1029/2004JC002712, 2005.
- PAILLET J. et ARHAN M. , Oceanic ventilation in the eastern north atlantic. *Journal of Physical Oceanography*, 26:2036–2052, 1996a.
- PAILLET J. et ARHAN M. , Shallow pycnoclines and mode water subduction in the eastern north atlantic. *Journal of Physical Oceanography*, 26:96–114, 1996b.
- PAILLET J. et MERCIER H. , An inverse model of the eastern north atlantic general circulation and thermocline ventilation. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers*, 44(8):1293–1328, 1997.
- PASQUERO C., BRACCO A. et PROVENZALE A. , Impact of the spatiotemporal variability of the nutrient flux on primary production in the ocean. *Journal of Geophysical Research*, 110:doi :10.1029/2004JC002738, 2005.
- PINGREE R.D. et LE CANN B. , Anticyclonic eddy X91 in the southern bay of biscay, may 1991 to february 1992. *Journal of Geophysical Research*, 97(C09):pp. 14, 353–14, 367. 15, 1992.
- PLATT T., GALLEGOS C.L. et HARRISON W.G. , Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *Journal of Marine Research*, 38:687–701, 1980.
- PLATT T. et HARRISON W.G. , Biogenic fluxes of carbon and oxygen in the ocean. *Nature*, 318:55–58, 1985.
- POLLARD R. T. et REGIER L.A. , Vorticity and vertical circulation at an ocean front. *Journal of Physical Oceanography*, 22:609–625, 1992.
- POPOVA E.E., LOZANO G.J., SROKOSZ M.A., FASHAM M.J.R, HALEY P.J. et ROBINSON A.R. , Coupled 3d physical and biological modelling of the mesoscale variability observed in north east atlantic in spring 1997 : biological processes. *Deep Sea Research Part I*, 49:1741–1768, 2002.

BIBLIOGRAPHIE

- PROVENZALE A. , Transport by coherent barotropic vortices. *Annual Review of Fluid Mechanics*, 31(1):55–93, 1999.
- REDFIELD A.C., KETCHUM B.H. et RICHARDS F.A. , The influence of organisms on the composition of seawater. In HILL M.N., éditeur , *The sea*, volume 2, pages 26–77. Wiley and sons, New York, 1963.
- REES A. P., JOINT I., WOODWARD E. M. S. et DONALD K. M. , Carbon, nitrogen and phosphorus budgets within a mesoscale eddy : comparison of mass balance with in vitro determinations. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography The Biological Oceanography of the north-east Atlantic-the PRIME study*, 48(4-5):859–872, 2001.
- REVERDIN G., ASSENBAUM M. et PRIEUR L. , POMME, the central waters. *Journal of Geophysical Research*, 26(C07S04):doi : 10.1029/2004JC002613, 2005.
- RHINES P.B. , Mesoscale eddies. In STEELE J.H., TUREKIAN K.K. et THORPE S.A., éditeurs , *Encyclopedia of ocean sciences*, pages 1717–1729. Academic Press, 2001.
- RIOS A.F., ANDERSON T.R. et PEREZ F.F. , The carbonic system distribution and fluxes in the NE Atlantic during spring 1991. *Progress in Oceanography*, 35:295–314, 1995.
- RIVIÈRE P. et PONDAVEN P. , Phytoplankton size classes competitions at sub-mesoscale in a frontal oceanic region. *Journal of Marine Systems*, 60(3-4):345–364, 2006.
- RODRIGUEZ J., TINTORE J., ALLEN J.T., BLANCO J.M., GOMIS D., REUL A., RUIZ J., RODRIGUEZ V., ECHEVARRIA F. et JIMENEZ-GOMEZ F. , Mesoscale vertical motion and the size structure of phytoplankton in the ocean. *Nature*, 410(6826):360–363, 2001.
- SABINE C.L., FEELY R.A., GRUBER N., KEY R.M., LEE K., BULLISTER J.L., WANNINKHOF R., WONG C.S., WALLACE D.W., TILBROOK B., MILLERO F.J., PENG T.H., KOZYR A., ONO T. et RIOS A.F. , The oceanic sink for anthropogenic co₂. *Science*, 305:367–371, 2004.
- SCHNETZER A. et STEINBERG D.K. , Natural diets of vertically migrating zooplankton in the sargasso sea. *Marine Biology*, 141:89–99, 2002.

- SERRET P., FERNÁNDEZ E., SOSTRES J. A. et ANADÓN R. , Seasonal compensation of microbial production and respiration in a temperate sea. *Marine Ecology Progress Series*, 187:43–57, 1999.
- SHERR E.B. et SHERR. B.F. , Significant of predation by protists in aquatic microbial food webs. *Antonie Van Leeuwenhoek International Journal of General and Molecular Microbiology*, 81:293–308, 2002.
- SIEGEL D. A., MCGILLICUDDY D. J. Jr et FIELDS E. A , Mesoscale eddies, satellite altimetry, and new production in the sargasso sea. *Journal of Geophysical Research*, 104(C6):13, 359–13, 379, 1999.
- SIEGENTHALER U. et SARMIENTO J.L. , Atmospheric carbon dioxide and the ocean. *Nature*, 365:119–125, 1993.
- SIERACKI M.E., VERITY P.G. et STOECKER D.K. , Plankton community response to sequential silicate and nitrate depletion during the 1989 north atlantic spring bloom. *Deep Sea Research Part II*, 40(1-2):213–225, 1993.
- SPALL S.A , *The impact of mesoscale jetactivity on plankton heterogeneity and primary production : a numerical modelling study*. Thèse de doctorat, University of Southampton, 1997.
- STEELE J.H. et HENDERSON E.W. , The role of predation in plankton models. *Journal of Plankton Research*, 14:157–172, 2002.
- SVERDRUP H.U. , On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *J. Cons. Cons. Int. Explor. Mer.*, 14:287–294, 1953.
- SWEENEY E. N., MCGILLICUDDY D. J. et BUESSELER K. O. , Biogeochemical impacts due to mesoscale eddy activity in the sargasso sea as measured at the bermuda atlantic time-series study (bats). *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 50 (22-26):3017–3039, 2003.

BIBLIOGRAPHIE

- TAKAHASHI T., TAKAHASHI T. T. et SUTHERLAND S. C. , An assessment of the role of north atlantic as CO₂ sink. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 348:143–152, 1995.
- THYSSEN M., LEFEVRE D., CANIAUX G., RAS J., DUGRAIS L., FERNANDEZ C. et DENIS M. , Spatial distribution of heterotrophic bacteria in the north-east atlantic (POMME study area) in spring 2001. *Journal of Geophysical Research*, 110(C0716): doi :10.1029/2004JC002670, 2005.
- TOWNSEND D. W., CAMMEN L. M., HOLLIGAN P. M., CAMPBELL D. E. et PETTIGREW N. R. , Causes and consequences of variability in the timing of spring phytoplankton blooms. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers*, 41(5-6):747–765, 1994.
- UITZ J., CLAUSTRE H., MOREL A. et HOOKER S. B. , From surface chlorophyll a to phtoplankton size classes. *Global Biogeochemical cycles*, Submitted.
- VAILLANCOURT R.D., MARRA J., SEKI M.P., PARSONS M.L. et BIDIGARE R.R. , Impact of a cyclonic eddy on phytoplankton community structure and photosynthetic competency in the subtropical north pacific ocean. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers*, 50(7):829–847, 2003.
- VAN WAMBEKE F., LEFÈVRE D., CHRISTAKI U., FUKUDA R., GOUTX M., GUIGUE C., KARAYANNI H., MÉVEL H.G., RUITZ J. et R. Sempéré , Bacterial dynamics in north-east atlantic : dilution cultures and bacterial growth efficiencies. *Limnology and Oceanography*, submitted.
- VERITY P.G. , Measurement and simulation of prey uptake by marine planktonic ciliates fed plastidic and aplastidic nanoplankton. *Limnology and Oceanography*, 36:729–750, 1991.
- WANIEK J.J. , The role of physical forcing in initiating of spring blooms in the northeast atlantic. *Journal of Marine Systems*, 39:57–82, 2003.
- WARD B. , Nitrification and the marine nitrogen cycle. In KIRCHMAN D.L., éditeur , *Microbial Ecology of the Oceans*, pages 427–453. John Wiley and sons, 2000.

- WARD B., KILPATRICK K.A., RINGER E.H. et EPPLEY R.W. , Biological nitrogen cycling in the nitracline. *Limnology and Oceanography*, 34:493–513, 1989.
- WASHBURN L., EMERY B.M., JONES B.H. et ONDERCIN D.G. , Eddy stirring and phytoplankton patchiness in the subarctic north atlantic in the late summer. *Deep Sea Research Part I*, 45:1411–1439, 1998.
- WEEKS A., CONTE M.H., HARRIS R.P., BEDO A., BELLAN I., BURKILL P.H., EDWARDS E.S., HARBOUR D.S. et KENNEDY H. , The physical and chemical environment and changes in community structure associated with bloom evolution : The joint global flux study north atlantic bloom experiment. *Deep Sea Research Part II*, 40(1-2):347–368, 1993.
- WILLIAMS P. J. le B. , The balance of plankton respiration and photosynthesis in the open oceans. *Nature*, 394:55–57, 1998.
- WILLIAMS P. J. leB. , Evidence for the seasonal accumulation of carbon-rich dissolved organic material, its scale in comparison with changes in particulate material and the consequential effect on net c/n assimilation ratios. *Marine Chemistry*, 51(1):17–29, 1995.
- WILLIAMS R. G. et FOLLOWS M. J. , The Ekman transfer of nutrients and maintenance of new production over the north atlantic. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers*, 45(2-3):461–489, 1998.
- WILLIAMS R.G et FOLLOWS M.J. , Physical transport of nutrients and the maintenance of biological production. In M.J.R. Fasham, éditeur , *Ocean Biogeochemistry : The role of the ocean carbon cycle in global change*, pages 19–51. Springer, 2003.
- WILLIAMS R.G, McLAREN A.J. et FOLLOWS M.J. , Estimating the convective supply of nitrate and implied variability in export production in the north atlantic. *Global Biogeochemical Cycles*, 14(4):1299–1313, 2000.
- WOODWARD E. M. S. et REES A. P. , Nutrient distributions in an anticyclonic eddy in the northeast atlantic ocean, with reference to nanomolar ammonium concentrations. *Deep*

BIBLIOGRAPHIE

Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography The Biological Oceanography of the north-east Atlantic-the PRIME study, 48(4-5):775–793, 2001.

YODER J.A., AIKEN J., SWIFT R.N., HOGE F.E. et STEGMANN P.M. , Spatial variability in near-surface chlorophyll a fluorescence measured by the airborne oceanographic lidar (aol). *Deep Sea Research Part II*, 40(1-2):37–53, 1993.